PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

37. BAND, 4. HEFT

MIT 32 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 1. DEZEMBER 1949)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1949

Planta (Berl.)

Preis DMark 29.80

Die Zeitschrift

Planta

Archiv für wissenschaftliche Botanik

steht in deutscher Sprache oder einer der **Kongreßsprachen**, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden so bald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40—50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DMark 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DMark 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (13a) *Erlangen, Botanisches Institut der Universität* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzingerstraße 67.*

Springer-Verlag

Berlin-Charlottenburg 2, Jebensstr. 1, Fernsprecher 32 20 70

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 24 40.

37. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 4. Heft

Seite

HUMMEL, MARGRIT, Zur postglazialen Wald-, Siedlungs- und Moorgeschichte der Vordereifel. Mit 16 Textabbildungen 451

SÖDING, HANS, HEINRICH BÖMEKE und HILDEGARD FUNKE, Siebenjährige Versuche zur Ertragssteigerung von Möhren durch Samenbehandlung mit Wirkstoffen 498

WOLF, JOHANNES, Beiträge zur Kenntnis des Säurestoffwechsels sukkulenter Crassulaceen. VI. Mitteilung. Neuere Vorstellungen vom Chemismus des Säurestoffwechsels 510

SCHLÖSSER, LUDWIG ARNOLD, Über plasmatische Vererbung auf polyploiden Stufen. Mit 5 Textabbildungen. 535

FLEISCHHAUER-BINZ, ELSE, Die Messung von Bodensaugkräften mit Tensiometern. Mit 11 Textabbildungen 565

Planta, Bd. 37, S. 451—497 (1949).

Aus dem Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn.

ZUR POSTGLAZIALEN WALD-, SIEDLUNGS- UND MOORGESCHICHTE DER VORDEREIFEL.

Von

MARGRIT HUMMEL.

Mit 16 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. Februar 1949.)

Einleitung.

Zur pollenanalytischen Erforschung der nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte Deutschlands liegen noch wenige Beiträge aus dem Raum zwischen Mosel, Rhein und der Ebene im Norden vor. In diesem Gebiet, nämlich dem Hochland der Eifel mit dem Hohen Venn, lockte begreiflicherweise zunächst der große Hochmoorkomplex des Hohen Venns zur Untersuchung. Nach ersten orientierenden Pollenanalysen von ERDTMAN (1928) erschienen ausführlichere Untersuchungen von SCHWICKERATH (1937), ferner von FLORSCHÜTZ (1937) und FLORSCHÜTZ und VAN OYE (1938), die vor kurzem eine weitere Ergänzung durch PERSCH (1947) erfuhren. Diese Arbeiten beziehen sich auf das in rund 650 m Seehöhe gelegene und an Niederschlägen (bis etwa 1350 mm) so reiche Venn, dessen Hochmoore sowohl in der Entwicklung, wie in der lebenden Vegetationsdecke sehr stark ozeanische Prägung zeigen. Die vorliegende Untersuchung bietet dagegen ein Vergleichsbild aus rund 200 m tieferer Lage der Eifel inmitten einer schon zu prähistorischer Zeit besiedelten alten Kulturlandschaft. Es handelt sich um das Gebiet um Gillenfeld bei Daun in der vulkanischen Eifel, wo Moorablagerungen in verlandeten Maaren vorzügliche Gelegenheit zur Untersuchung boten. — Diese Maare sind vulkanische Explosionstrichter, deren Auswurfmaterial mit großer Kraft in die Weite geschleudert wurde. Nach Erlöschen der Vulkantätigkeit sammelte sich durch den Trichter mehr und mehr Grundwasser an. Die Maare sind zum Teil noch als reizvolle Eifelseen erhalten, zum geringeren Teil sind durch Verlandung sog. „Dürre Maare" aus ihnen geworden.

Die Untersuchungen wurden im Sommer 1944 in Bonn begonnen und nach einer kriegsbedingten Unterbrechung bis zum Frühjahr 1947 jetzt in Bonn und Mannheim zu Ende geführt. Herrn Prof. Dr. F. OVERBECK, dem Direktor des Institutes für Landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn, möchte ich auch an dieser Stelle für seine Anregungen und große Unterstützung meinen ganz besonderen Dank aussprechen. Des weiteren fühle ich mich zu Dank verpflichtet Herrn

Prof. Dr. F. REIFF, dem Leiter des Forschungslaboratoriums der Zellstoffabrik Mannheim-Waldhof, für die Überlassung chemischer und technischer Hilfsmittel, Herrn A. SCHUMACHER, Waldbröl für die Bestimmung bzw. Nachbestimmung der Moose und meinem Mann, Dr. phil. Dipl.-Chemiker O. HUMMEL für die Hilfe bei den Geländearbeiten.

Das Strohner Märchen (etwa 420 m Seehöhe).

Lage und Vegetation. Das Strohner Märchen liegt im Landkreis Daun etwa 700 m nordöstlich der Landstraße Gillenfeld—Strohn. Es ist auf dem Meßtischblatt (3361 Gillenfeld) „Dürres Maar" genannt, aber in der dortigen Gegend nennt man es allgemein das „Strohner Märchen". Dieses ombrogene Moor hat sich mit vollkommen regelmäßig elliptischem Umriß in der Maarmulde am Südfuß des Römerberges

Abb. 1. Ausschnitt aus dem Regenerationskomplex vom Strohner Märchen.

entwickelt. Bei aller Kleinheit — die beiden Hauptachsen betragen nur 210 und 140 m —, ist es doch ein ungewöhnlich schönes, noch in vollem Wachstum befindliches Hochmoor, das kaum menschliche Beeinflussung zeigt und, in seiner ganzen Gliederung zu übersehen, sich ungemein eindrucksvoll den Blicken darbietet, wenn man am oberen Rand der Kratermulde steht. — Ringsum zeichnet sich der grüne Kranz des 4—8 m breiten Seggen-Randsumpfes (Lagg) ab, in dem *Carex rostrata* und *C. vulgaris* den Ton angeben. Die innere Lagg-Zone, in die bei bereits oligotropheren Verhältnissen schon *Sphagnum recurvum, Sph. papillosum, Vaccinium oxycoccus* und andere Hochmoorarten eindringen, ist vielfach von *C. lasiocarpa* beherrscht, der sich unter den Seggen *C. diandra, C. canescens* und die seltene *C. limosa* hinzugesellen. — Als wir das Moor zuerst im trockenen August 1944 besuchten, war der Lagg völlig trockenen Fußes zu passieren; im Frühling 1947 reichte der Wasserstand an gleichen Stellen bis zum Knie. [Nach SCHWICKERATH (1937) soll zu nassen Zeiten das Wasser im Lagg bis an die Brust reichen können!]

Ein Randgehänge ist kaum ausgeprägt, infolgedessen ist der Übergang vom Lagg zur Hochmoorfläche ein ziemlich fließender; dennoch ist für das Moor als Ganzes eine schwache uhrglasförmige Aufwölbung unverkennbar. Die Hochmoorfläche ist auffallend wenig verheidet und auch nur schwach von *Eriophorum* besiedelt. In der lebenden Vegetationsdecke sowie als Torfbildner spielen die Hauptrollen *Sph. rubellum, Sph. magellanicum, Sph. recurvum, Sph. papillosum*; es fehlt dagegen das im Venn verbreitete *Sph. imbricatum.* SCHWICKERATH

(1937) hat eine Anzahl von Vegetationsaufnahmen vom Strohner Märchen veröffentlicht, auf die hier verwiesen sei. Einige Bemerkungen mögen aber noch über die im zentralen Teil des Moores besonders schön

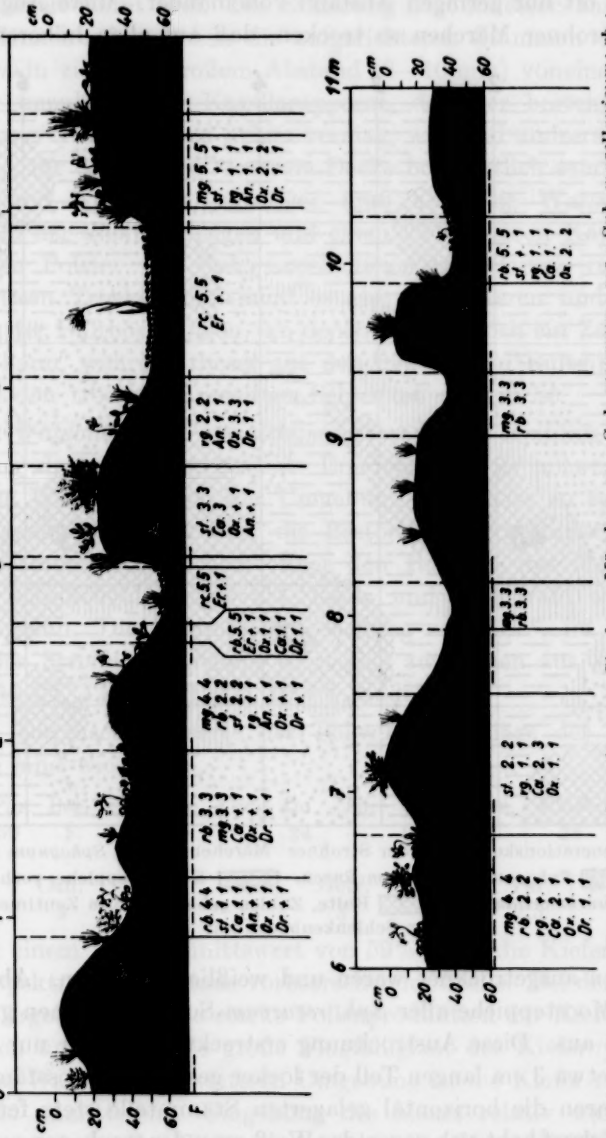


Abb. 2. Aus dem Regenerationskomplex vom Strohner Märchen. *rc.*: *Sph. recurvum*; *mg.*: *Sph. magellanicum*; *rb.*: *Sph. rubellum*; *st.*: *Polytr. strictum*; *vg.*: *Erioph. vaginatum*; *Ca.*: *Calluna vulgaris*; *An.*: *Andromeda polif.*; *Ox.*: *Vaccin. oxycoccus*; *Dr.*: *Drosera rotundif.* Wo die gestrichelte Linie (*F*) aussetzt, erschien die Oberfläche der *Sphagnum*-Rasen weißlich und ausgedörrt (19. 8. 44).

ausgeprägten Bulten und Schlenken des Regenerationskomplexes angefügt werden. (Ich folge hierbei Notizen von Herrn Prof. Overbeck.)

Abb. 1 zeigt in der Horizontalen und Vertikalen genau vermessen auf 16 m Länge die Silhouette des Regenerationskomplexes; Abb. 2

gibt hiervon einen Ausschnitt mit Angaben der Vegetation wieder, und Abb. 3 stellt ein Kartenbild von 42 m² dar.

Die Bulten sind meist 40—50 cm hoch, zum Teil recht steil geböscht und haben oft nur geringen Abstand voneinander. Mitte August 1944 war das Strohner Märchen so trocken, daß auf allen höheren Bulten

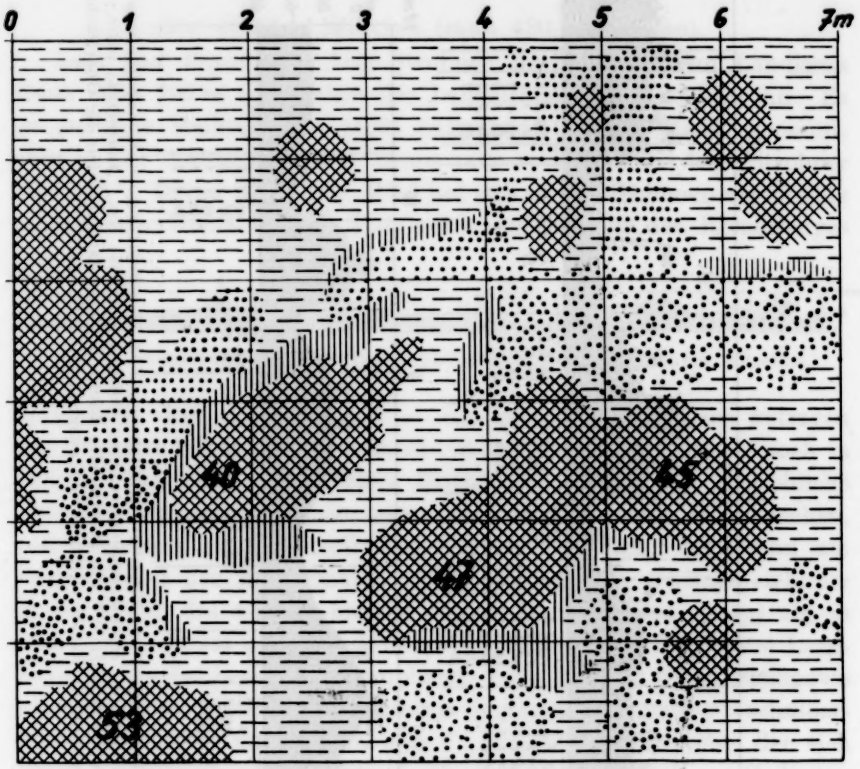


Abb. 3. Regenerationskomplex vom Strohner Märchen. *Sphagnum recurvum*-Schlenken. *Sphagnum papillosum*-Rasen. Ebene Teppiche, vorherrschend *Sphagnum magellanicum*. Bulte, Zahlen geben Höhe in Zentimeter über Schlenkenboden an.

die *Sphagnen* ausgetrocknet waren und weißlich aussahen. Aber auch die ebenen Moosteppiche aller *Sph. recurvum*-Schlenken sahen grauweiß und trocken aus. Diese Austrocknung erstreckte sich aber nur auf den aufrechten, etwa 3 cm langen Teil der locker gestellten Moosstämmchen. Darunter waren die horizontal gelagerten Stammteile stets feucht geblieben. — Scharf hebt sich gegen das Weiß-grau der trockenen *recurvum*-Schlenken das dunkle Braun der *papillosum*-Säume an den Bulträndern ab, auch das blasse Grün von *Sph. magellanicum* und das Rot von *Sph. rubellum* tritt um so stärker hervor. — Eigenartig ist die zunächst paradox wirkende Erscheinung, daß einerseits die Gipfelpartien der

Bulten, andrerseits gerade die tiefsten Lagen, nämlich die *recurvum*-Rasen in den Schlenken, ausgetrocknet sind, während *Sph. papillosum*, *magellanicum* und *rubellum* am Fuß und an den Böschungen der Bulten gut durchgefeuchtet sind. Die Erklärung liegt indessen auf der Hand: Im Schlenkenboden stehen die aufgerichteten Stammenden von *Sph. recurvum* in ziemlich großem Abstand (8—10 mm) voneinander; es ist ein nur unzulänglicher Kapillarapparat, der hier besteht und nicht viel Wasser von unten zu heben vermag, während andrerseits die Verdunstung für die lockere *recurvum*-Decke beträchtlich sein wird. Ganz anders und wesentlich günstiger muß aber die Wasserversorgung innerhalb der dichtwüchsigen und einen viel besseren Kapillarapparat bildenden Polster von *Sph. magellanicum*, *papillosum*, *rubellum* sein. In gewissen Trockenzeiten sind es also die unteren und geschützten Partien der Bultböschungen, an denen immer noch ein Zuwachs stattfinden kann, während dieser auf den exponierten Bultgipfeln, ebenso aber in den trockenen *recurvum*-Schlenken sistiert ist.

Das Waldbild des Untersuchungsgebietes. Im Hinblick auf die Beurteilung der pollenanalytischen Ergebnisse ist es notwendig, einiges über die Waldbedeckung der Umgebung des Maars zu sagen. Leider fehlen genaue Angaben über die Bestockungsverhältnisse, so daß die Waldzusammensetzung nicht über den Rahmen des Meßtischblattes hinaus, nämlich als Mischwald, Laub- und Nadelwald wiedergegeben werden kann. Die Gesamtwaldbedeckung von 25,7% im Umkreis von 4 km des Strohner Märchens setzt sich zusammen aus 39,8% Mischwald, 44,4% Laubwald und 19,5% Nadelwald.

Die Durchschnittswerte des Pollenniederschlags der Oberflächenproben sind wie folgt:

Pic.	Pin.	Bet.	Al.	Fa.	Car.	Qu.	Til.	Ul.	Frax.	EMW.	Sa.	Cor.
6	59	1	—	5	—	24	—	0,5	3,5	28	1	6

Eric.	Call.	Vacc.	Gram.	Getr.	Cyp.	Var.	NBP.-Summe
3	9	13	13	3	2	2,5	45,5

Mit einem Durchschnittswert von 59% steht die Kiefer im rezenten Pollenspektrum an weitaus vorherrschender Stelle. Bei der Beurteilung dieser Ergebnisse ist die starke Pollenproduktion der Kiefer zu berücksichtigen und ferner die große Flugfähigkeit des Kiefernpollens, denn auch im Waldbild der weiteren Umgebung ist die Kiefer relativ häufig, und die unmittelbare Umgebung des Maars relativ waldfrei (Waldbedeckung in einem Umkreis von 2 km des Maars 8,16%). Auch hat die Kiefer unter den Mischwaldkomponenten eine hervorragende Stellung. *Picea*, deren Anteil in der Waldzusammensetzung in den Prozentangaben für Nadel- und Mischwald mitenthalten ist, tritt im Pollenbild, da ihre Pollenerzeugung gering, mit nur 6% hervor.

Der Kiefer folgt bei den untersuchten Proben die Eiche mit 24% im Durchschnitt. Sie nimmt unter den Laubholzarten der näheren Umgebung des Maars tatsächlich die erste Stelle ein. Die übrigen Laubbäume sind pollenanalytisch nur mit wenigen Prozenten nachzuweisen.

Die Summe der Nichtbaumpollen (NBP) (= 45,5%) ist nicht höher als die schon seit dem Ausgang des 1. Jahrtausend n. Chr. verzeichnete, zum Teil bleibt sie sogar hinter dieser zurück. Seit jener Zeit also scheint schon ein ähnlicher Grad der Entwaldung bestanden zu haben wie heute. — Auffallen mag der geringe rezente Wert von 3% des Getreidepollens; betrug dieser doch in früheren Zeitabschnitten manchmal das 10fache, obgleich die gesamte Ackerfläche damals kaum größer gewesen sein wird als heute. Auf Erklärungsmöglichkeiten hiefür wird weiter unten (S. 484 ff.) noch eingegangen.

Stratigraphie. Wegen Fehlens jeglicher Aufschlüsse war ich ganz auf den Moorbohrer angewiesen, so daß alle bekannten Nachteile der Bohrproben unvermeidlich waren. Bei der Tiefe der Moorablagerungen bis zu 8,50 m blieben Überschneidungen und Verunreinigungen nicht aus. Die pollenanalytischen Untersuchungen zeigten zum größten Teil diese Fehlerquellen auf. Leider ist das Maar so vernäßt, daß ich kein lückenloses Profil erhalten konnte. Wasserkissen, mehr oder weniger umfangreich, fand ich überall. Die Bohrungen wurden durchweg mit der DACHNOWSKY-Sonde gemacht. (Lage der Bohrpunkte s. Abb. 4.)

Erklärung der Abkürzungen, die bei den Fossilaufzählungen der Profile des Strohner Märchens sowie des weiter unten beschriebenen Dürren Maars gebraucht wurden: Fr. = Frucht; S. = Samen; Stk. = Steinkern; P. = Pollen; Epid. = Epidermis; Rhiz. = Rhizom.

In der Mitte des Maars herrscht folgender Aufbau:

Profil H III:

848—840 cm, Ton, graublau, lehmig, untere Grenze unbekannt.

840—824 cm, Tonmudde.

824—800 cm, Ton, in grubenfrischem und getrocknetem Zustand hellgrau, kalkfrei.

800—776 cm, Grobdetritusdy, H 9—10, *Menyanthes trifoliata*, 3 S.; *Potamogeton trichoides*, 2 Fr., 2 Stk., *P. lucens*, 1 Stk.

776—664 cm, Magnocaricetum-Torf, H 5, schwärzlich, *Pediastrum muticum*, *P. duplex*, *P. boryanum*; Braunmoose vereinzelt; *Equisetum limosum*, 2 Epid.-Reste; *Menyanthes trifoliata*, zahlreiche S.; *Carex*-Rhiz. und *C.*-Innenfrüchte sehr häufig, *C. lasiocarpa*, 1 Fr.

664—620 cm, Grobdetritusdy, schwarz, sehr vereinzelte Proben, schwach feinsandig; *Pediastrum*-Arten sehr häufig: *P. muticum*, *P. duplex*, *P. simplex*, *P. boryanum*, *P. boryanum perforatum*; *Sph.*-Astreste vereinzelt, 1 *mag.*, 1 *acut.*, 1 *cusp.*; *Hypnaceen*-Blätter, vereinzelt; *Potamogeton natans*, 2 Fr., *P. perfoliatus*, 4 Fr., *P. spec.*, 2 Stk.; *Eriophorum*-Fasern, vereinzelt.

620—600 cm, Magnocaricetum-Torf, *Menyanthes trifoliata*, 3 S.; *Carex*-Rhiz., einige Carex-Innenfrüchte, *C. lasiocarpa*, 1 Fr.
600—584 cm, Eriophorum-Torf.
584—552 cm, Wasser, bzw. sehr wäßriger Torf.
552—528 cm, Sphagnum-Torf, H 8, *Sph. mag.*; Probe 528—532 cm Tiefe sehr reich an *Eriophorum*-Fasern.
528—456 cm, Wasser, bzw. sehr wäßriger Torf.

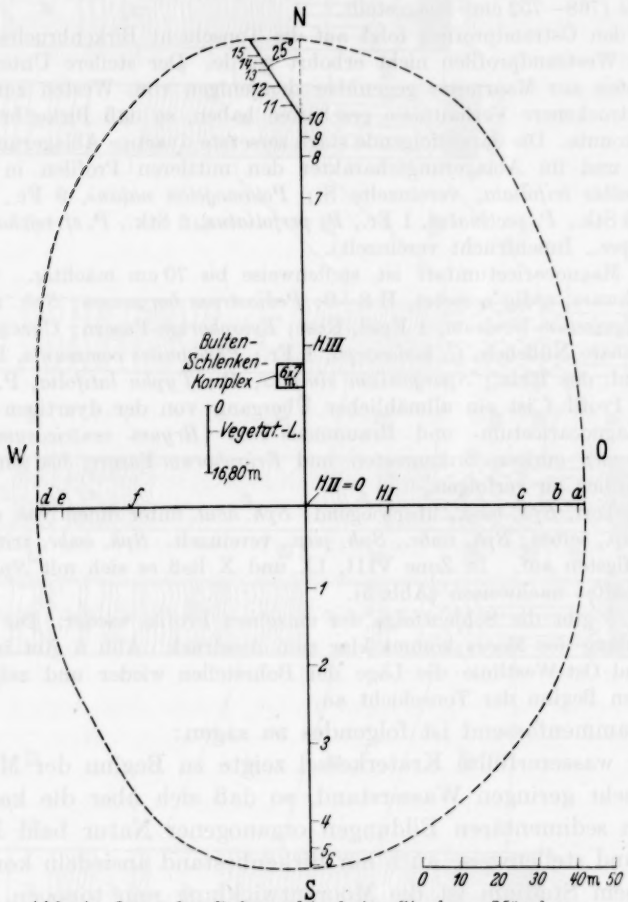


Abb. 4. Lage der Bohrpunkte beim Strohner Märchen.

456—344 cm, Sphagnum-Torf, H 6—7, *Sph. mag.*, überwiegend; Probe 376 bis 368 cm *Sph. pap.*, häufig; *Sph. acut.* und *rub.* häufig; *Sph. cusp.*, vereinzelt; der Torf ist mit *Eriophorum*-Fasern durchsetzt, stellenweise sogar *Eriophorum*-Torfbildung.
344—110 cm, Sphagnum-Torf, *Sph. mag.*, überwiegend; *Sph. acut.* mit *rub.*, *Sph. cusp.* mit *recurv.*, häufig; *Sph. auriculatum*, vereinzelt; *Eriophorum*-Fasern, vereinzelt. Die Ablagerung ist stellenweise von wäßrigem Torf unterbrochen.
110—0 cm Sphagnum-Torf, *Sph. cusp.*, überwiegend, *Sph. mag.* und *Sph. acut.*, häufig.

Profil I und Profil II, aus der Mitte des Maars zeigen die gleiche Folge der Torfarten wie Profil III, nur die Schichtdicke der Ablagerungen ist verschieden. Die Fossilfunde sind in den entsprechenden Torfschichten die gleichen wie bei Profil III; doch folgt bei Profil II nicht wie bei den anderen Profilen auf die Tonschicht Grobdetritusdy sondern Birkenbruchwaldtorf. Im Magnocaricetumtorf (776—736 cm Tiefe) von Profil II wurden außerdem 1 Same von *Comarum palustre* (768—776 cm) und Epidermisreste der Blattscheide von *Scheuchzeria palustris* (768—752 cm) festgestellt.

Bei den Ostrandprofilen folgt auf die Tonschicht Birkenbruchwaldtorf, der bei den Westrandprofilen nicht erbohrt wurde. Der steilere Untergrundabfall vom Osten zur Maarmitte gegenüber demjenigen vom Westen zur Maarmitte könnte trockenere Verhältnisse geschaffen haben, so daß Birkenbruchwald gedeihen konnte. Die darauffolgende stark zersetzte dyartige Ablagerung entspricht zeitlich und im Ablagerungscharakter den mittleren Profilen in Zone VIII (*Menyanthes trifoliata*, vereinzelte S.; *Potamogeton natans*, 9 Fr., 4 Stk., *P. lucens*, 5 Stk., *P. pectinatus*, 1 Fr., *P. perfoliatus*, 2 Stk., *P. cf. trichoides*, 1 Stk.; *Carex spec.*, Innenfrücht vereinzelt).

Der Magnocaricetumtorf ist stellenweise bis 70 cm mächtig. Grundmasse braunschwarz, erdig zersetzt, H 8—9; *Pediastrum boryanum*; *Sph. mag.*, 1 Ästchen; *Equisetum limosum*, 1 Epid.-Rest; *Eriophorum*-Fasern; *Carex spec.*, nicht bestimmbare Nüßchen, *C. lasiocarpa*, 1 Fr.; *Phragmites communis*, Rhiz.-Stücke und Epid. des Rhiz.; *Sparganium simplex*, *P.*; *Typha latifolia*, P.

Bei Profil f ist ein allmählicher Übergang von der dyartigen Ablagerung über Magnocaricetum- und Braunmoos-Torf (*Bryum ventricosum*, *calliergon stramineum*), einigen Birkenresten und *Eriophorum*-Fasern bis zum *Sph.*-Torf sehr deutlich zu verfolgen.

Sph.-Torf, *Sph. mag.*, überwiegend; *Sph. acut.* unter ihnen *Sph. rub.*, häufig; *Sph. cusp.*, selten; *Sph. imbr.*, *Sph. pap.*, vereinzelt. *Sph. imbr.* tritt in Profil *e* am häufigsten auf. In Zone VIII, IX und X ließ es sich mit *Sph. pap.* vergesellschaftet nachweisen (Abb. 5).

Abb. 5 gibt die Schichtfolge der einzelnen Profile wieder. Die einheitliche Entwicklung des Moors kommt klar zum Ausdruck. Abb. 6 gibt in der Nord-Süd- und Ost-Westlinie die Lage der Bohrstellen wieder und zeigt auch den jeweiligen Beginn der Tonschicht an.

Zusammenfassend ist folgendes zu sagen:

Der wassererfüllte Kraterkessel zeigte zu Beginn der Moorbildung einen sehr geringen Wasserstand, so daß sich über die kaum ausgeprägten sedimentären Bildungen organogener Natur bald Magnocariceten und stellenweise auch ein Birkenbestand ansiedeln konnten. Bis zu diesem Stadium ist die Moorentwicklung rein topogen, wobei die verhältnismäßig geringe Zersetzung auf ein schnelles Torfwachstum hindeutet, die höher gelegenen Partien der flachen Kratermulde aber (wie aus den Synchronisierungslinien der Abb. 5 ersichtlich) noch keine Vermoorung zeigen. — Das wird aber anders in der nachfolgenden Phase: Limnische Bildungen mit zahlreichen Resten von Pflanzen, des offenen Wassers, die sich in Mächtigkeit bis zu 120 cm oberhalb des Seggentorfes ablagern, zeigen, daß in der Mitte der Maarmulde sekundär ein Seebecken entstand, während sich gleichzeitig Seggensümpfe und Röhricht an den Hängen emporzuschieben begannen.

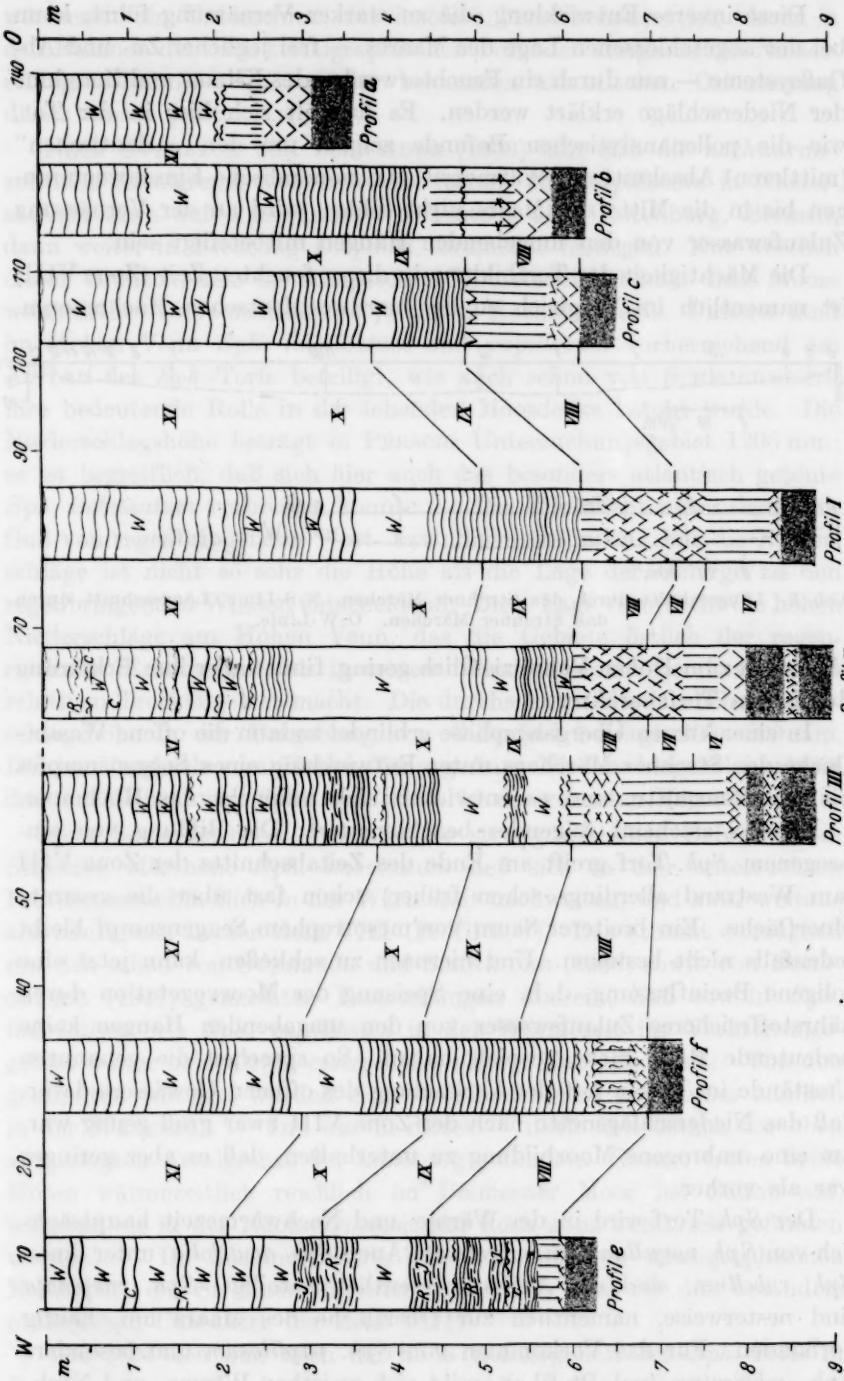


Abb. 5. Stratigraphie, Strohner Märchen.

Diese inverse Entwicklung, die zu starker Vernässung führt, kann bei der abgeschlossenen Lage des Maares — frei jeglicher Zu- und Abflußsysteme — nur durch ein Feuchterwerden des Klimas und Zunahme der Niederschläge erklärt werden. Es handelt sich hier in der Tat, wie die pollenanalytischen Befunde zeigen, um den „atlantischen" (mittleren) Abschnitt der Wärmezeit. Da mineralische Einschwemmungen bis in die Mitte des Maars nicht fehlen, wird an der Vernässung Zulaufswasser von den umgebenden Hängen mitbeteiligt sein.

Die Mächtigkeit der Torfbildung in dieser feuchten Zeit (Zone VIII) ist namentlich im Vergleich zu den nordwestdeutschen Hochmooren,

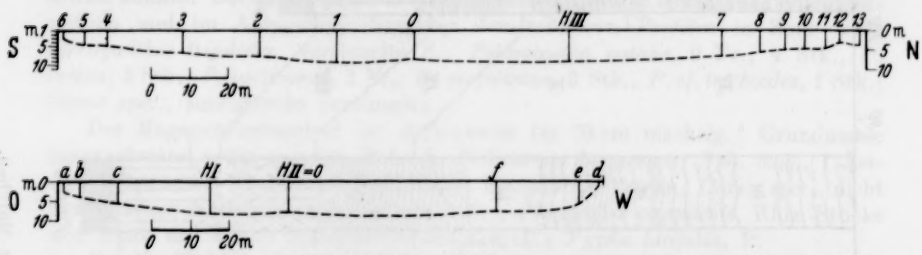


Abb. 6. Längsschnitt durch das Strohner Märchen. N-S-Linie. Längsschnitt durch das Strohner Märchen. O-W-Linie.

aber auch zum Hohen Venn, ziemlich gering, findet aber ihre Erklärung durch den Torfcharakter.

In einer kurzen Übergangsphase erblindet sodann die offene Wasserfläche des Strohner Märchens unter Entwicklung eines Seggensumpfes bis zur Maarmitte, und es entwickelt sich nunmehr das Hochmoor.

Hierbei erscheint folgendes beachtenswert: Die Bildung von ombrogenem *Sph.*-Torf greift am Ende des Zeitabschnitts der Zone VIII (am Westrand allerdings schon früher) schon fast über die gesamte Moorfläche. Ein breiterer Saum von mesotrophem Seggensumpf bleibt jedenfalls nicht bestehen. Und hiernach zu schließen, kann jetzt eine soligene Beeinflussung, d. h. eine Speisung der Moorvegetation durch nährstoffreicheres Zulaufswasser von den umgebenden Hängen keine bedeutende Rolle mehr gespielt haben. So sprechen die genannten Umstände im Verein mit der Verlandung des offenen Gewässers dafür, daß das Niederschlagsnetto nach der Zone VIII zwar groß genug war, um eine ombrogene Moorbildung zu unterhalten, daß es aber geringer war als vorher.

Der *Sph.*-Torf wird in der Wärme- und Nachwärmezeit hauptsächlich von *Sph. magellanicum* aufgebaut. Auch *Sph. acutifolia*, unter ihnen *Sph. rubellum*, sind am Aufbau wesentlich beteiligt. *Sph. cuspidata* sind nesterweise, namentlich zur Oberfläche des Maars hin, häufig vorhanden. Für das Vorkommen von *Sph. papillosum* und besonders *Sph. imbricatum* (vgl. Profil e) ergibt sich zwischen Wärme- und Nach-

wärmezeit ein Unterschied, der insofern bemerkenswert ist, als er in den Rahmen der nach stratigraphischen Befunden festgestellten Niederschlagsverhältnisse und zu der bekannten atlantischen Orientierung dieser Moose paßt.

Nach Overbeck und Schneider (1938) läßt sich die *nach*wärmezeitliche Arealgrenze von *Sph. imbricatum* und *papillosum* in Niedersachsen etwa auf einer Linie von Tostedt über Rotenburg, Bremen, dann weiter in Richtung Diepholz, Bramsche festlegen. Nur westlich dieser Grenzen, also im atlantischen Klimabereich bilden diese Moose wesentliche Komponenten des jüngeren Hochmoortorfs. Persch fand im Hohen Venn *Sph. imbricatum* und *papillosum* vorherrschend am Aufbau des *Sph.*-Torfs beteiligt, wie auch schon von Schwickerath ihre bedeutende Rolle in der lebenden Moosdecke betont wurde. Die Niederschlagshöhe beträgt in Perschs Untersuchungsgebiet 1200 mm; es ist begreiflich, daß sich hier auch das besonders atlantisch getönte *Sph. imbricatum* verbreiten konnte. — Die Eifel steht unter dem Einfluß von regenbringenden West- bzw. Südwestwinden. Für die Niederschläge ist nicht so sehr die Höhe als die Lage der Gebirge zu den regenbringenden Winden entscheidend. Diese Lage verursacht die hohen Niederschläge am Hohen Venn, das die Gebiete östlich der regenreichsten Erhebungen, als in seinem Windschatten liegend, zu einem relativen Trockengebiet macht. Die durchschnittliche jährliche Niederschlagshöhe in der Umgebung von Gillenfeld beträgt 600—800 mm. Die im Vergleich zum Hohen Venn geringe Niederschlagshöhe erklärt das Ausbleiben von *Sph. imbricatum* in der rezenten Vegetation.

Sehr bemerkenswert sind nun die stratigraphischen Befunde vom Strohner Märchen: *Sph. imbricatum* ließ sich in den untersuchten Profilen ausschließlich in der Wärmezeit nachweisen, und zwar weitaus am häufigsten in der Zone VIII (Profil e, f). Das stimmt vorzüglich mit den schon von Overbeck und Schneider (1938) sowie von Borngässer (1941) gemachten Feststellungen überein, daß sowohl *Sph. imbricatum* wie *Sph. papillosum* in der Wärmezeit ihr Verbreitungsgebiet weiter nach Osten erstreckten, als zur Nachwärmezeit. Von den genannten Autoren wurden *Sph. imbricatum* und *papillosum* nämlich in der Wärmezeit — und *nur* in dieser — noch weit östlich der oben aufgezeigten Arealgrenze bei Lüneburg gefunden. Ebenso treten beide Moose wärmezeitlich reichlich im Deimerner Moor bei Soltau auf, während sie in der Nachwärmezeit nur noch ganz vereinzelt gefunden wurden. — Im Zusammenhang mit den sonstigen stratigraphischen Befunden vom Strohner Märchen spricht das alles für den besonders ozeanischen Charakter der Zone VIII.

Wie läßt sich nun noch der hohe Wassergehalt des *Sph.*-Torfs in Beziehung zum Mooraufbau setzen? — In Anbetracht der Tatsache,

daß man beim Bohren immer wieder auf wasserreiche Schichten stößt, so daß der Bohrer keine Proben fassen kann, hätte man zunächst meinen können, der *Sph.*-Torf sei vorwiegend eine infraaquatische Bildung. Da aber *Sph. magellanicum* und *rubellum* die Haupttorfbildner sind und die im Wasser wachsenden *cuspidata*-Formen immerhin stark zurücktreten, muß die wachsende Oberfläche des *Sph.*-Rasens doch im wesentlichen über dem Wasserspiegel gelegen haben. — Da das Niederschlagswasser keinen Abfluß fand, hat es sich in dem Maarbecken gestaut, wobei die *Sph.*-Torfschichten teilweise auf dem Wasser schwammen. — In dem geschlossenen Becken kann das Moor an den Rändern kein Wasser abgeben, und so fehlt hier die Wachstumsverzögerung bzw. stärkere Entwässerung des *Sph.*-Torfes, und es kommt auch kaum zur Bildung eines „Randgehänges".

Das Strohner Märchen nimmt unter den verlandeten Eifelmaaren insofern eine Ausnahmestellung ein, als es sich um eine ausgesprochen ombrogene Moorbildung handelt, und zwar schon seit der mittleren Wärmezeit. — Soweit wir uns bisher orientieren konnten, zeigen die Vermoorungen der übrigen Maare (Schalkenmehrener Maar, Mosbrucher Weiher, Booser Weiher, Dreiser Weiher, Hinkelsmaar, Dürres Maar am Holzmaar) stets mehr oder weniger eutrophe und mesotrophe Pflanzengesellschaften und nur ganz lokal an einzelnen Stellen hin und wieder Anflüge einer eigentlichen Hochmoorvegetation. Weitaus vorwiegend sind es Seggenbestände, die die Vegetation charakterisieren, wobei vielfach eine reichliche Entwicklung von *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* u. a. eine ziemliche Nährstoffarmut des Wassers dartun.

Die Sonderstellung des Strohner Märchens läßt sich folgendermaßen erklären: In dem kleinen und im Gegensatz zu anderen Maaren nur von einem sehr niedrigen Kraterrand umgebenen Kessel des Strohner Märchens liegt ein besonders kleines Einzugsgebiet für das auf die umliegenden Hänge fallende Niederschlagswasser vor. Das führt dazu, daß oberflächliches Rieselwasser, welches sich durch Zirkulation auf dem Boden mehr oder weniger mit Nährstoffen anreichern konnte, hier nur eine ganz geringe Rolle spielen kann. Außer dem sehr schmalen Saum des „Lagg" wird es die eigentliche Moorfläche nicht mehr beeinflussen können, so daß diese tatsächlich nur auf die unmittelbar auftreffenden Niederschläge angewiesen ist. — In den großen und zum Teil tief eingesenkten Maarkesseln ist dagegen die Sachlage eine ganz andere; hier tritt in sehr viel stärkerem Maße der soligene Einfluß hervor. Zum Teil erfolgt hier auch ein ständiger Zufluß nährstoffreichen Wassers von Quellen, die aus umgebenden Hängen austreten und schon am Hang selber zur Quellmoorbildung führen, wie z. B. am Dreiser Weiher.

Das Dürre Maar.

Lage und Vegetation. Das Dürre Maar (etwa 460 m Seehöhe) liegt 4 km westlich des Strohner Märchens etwa 300 m nordöstlich des Holzmaars und ist ebenso wie das Strohner Märchen ein verlandetes Maar worauf sein Name schon hinweist. Es ist von einem durchschnittlich etwa 10 m, im Süden bis zu etwa 20 m breiten Laggürtel umgeben, der im Westen in eine etwa 15 m breite offene Wasserfläche übergeht. Nur hier ist dem Laggürtel eine Ufergebüschzone mit einer Ost-Westausdehnung von etwa 15 m unmittelbar vorgelagert. Die durch das Laggebiet abgegrenzte Moorfläche hat einen Ost-Westdurchmesser von 110 m, während die Nord-Südausdehnung 140 m beträgt. Eine uhrglasförmige Aufwölbung und die Ausbildung eines Randgehänges als typische Zeichen für ein Hochmoor sind nicht zu erkennen. Das ganze Moor zeigt einen ziemlich stark mesotrophen Einschlag und hat einen ganz anderen Charakter als das Strohner Märchen. Die Arten der vielfach schwer abzugrenzenden Laggzone dringen zum Teil weit gegen die zentrale Moorfläche vor; so geben hier *C. rostrata*, *C. vulgaris*, *Eriophorum latifolium* oft ebenso den Ton an, wie die Torfmoose, unter denen *Sph. magellanicum* und *rubellum* vorherrschen. *Sph. papillosum* wurde nur vereinzelt angetroffen. Eine Gliederung in Bulten und Schlenken ist kaum ausgeprägt. Bemerkenswert ist die auf großem Flecken außerordentliche Massenausbreitung von *Vaccinium oxycoccus*. Mitten auf dem Moor steht, trotz sehr großer Vernässung des Standortes, ein kräftiges lebendes Exemplar von *Pinus silvestris* außer mehreren Baumleichen.

Das Waldbild des Untersuchungsgebietes. Die Waldbedeckung beträgt im Umkreis von 4 km des Dürren Maars 31,2% der Gesamtfläche und besteht zu 42,6% aus Laubwald, 41,2% aus Mischwald und 16,3% aus Nadelwald. Aufschlußreiche Ergebnisse zeigt ein Vergleich der Waldbedeckung der beiden Maare in einem Umkreis von nur 2 km. Sie beträgt beim Strohner Märchen 8,16% und beim Dürren Maar 34,1%.

Die Oberflächenproben, die den Pollenniederschlag der heutigen Vegetation widerspiegeln, ergaben:

Pic.	Pin.	Bet.	Al.	Fa.	Car.	Qu.	EMW.	Co.
8	35,5	4,5	—	46	2	4	4	20

Eric.	Call.	Vacc.	Gram.	Getr.	Cyp.	Var.	Chen.	Farn.	NBP-Summe.
—	—	15	50	3	35	22	2	10	137

Der hohe Anteil der *Fagus*-Pollen fällt auf. Unter den gegenwärtigen Laubholzarten steht die Buche weitaus an erster Stelle, namentlich in allernächster Nähe des Maars sind umfangreiche Buchenbestände. Auf Grund des hohen Buchenanteils in der waldreichen Umgebung des

Dürren Maars, das außerdem zu diesen Wäldern günstig in der Windrichtung liegt, steigt der Kiefernpollenanteil nur bis zu 35,5% an, obwohl der Nadelwaldanteil 16,3% beträgt, also höher liegt als beim Strohner Märchen.

Aus der hohen NBP-Summe mit 137% darf man nicht etwa auf ein waldarmes Gebiet schließen, denn die Cyperaceen, mit denen das Moor reichlich bewachsen ist, machen allein schon 35% der NBP aus. Da das Kratergehänge aus Grasland besteht, wird es wohl den hohen Gräserpollenwert verursachen. Dazu kommt noch, daß dieses Gehänge ausnehmend hoch ist, so daß nur ein geringer Teil der Pollen vom Wind darüber hinweggetragen wird.

Stratigraphie. Ein Bild der Entwicklungsgeschichte des Moores ergibt die stratigraphische Untersuchung. Dabei fallen die beim Strohner Märchen erwähnten Fehlerquellen doppelt ins Gewicht. Erstens, weil die Moorablagerungen erheblich mächtiger sind als beim Strohner Märchen (höchste erbohrte Tiefe 11,80 m), zweitens unterbricht eine am Rand 2 m hohe und in der Mitte 5,5 m hohe, wäßrige Torfschicht die Profilsäule. Trotzdem will ich einige Profile einzeln im stratigraphischen Aufbau bringen, da die einzelnen Schichten in ihrer Zusammensetzung häufig wechseln (Abb. 7).

Profil I:

(6,50 m vom Westrand entfernt; Aufbau von unten nach oben.)

936—928 cm, Ton, graubraun, kalkfrei, untere Grenze unbekannt.

928—924 cm, Ton, graubraun, kalkfrei, mit einzelnen Birkenholzresten.

924—848 cm, Seedy, dunkelbraun bis schwarz, dicht, nicht elastisch, körnig, sehr reich an mineralischen Bestandteilen; Diatomeen, spärlich (*Fragilaria*); *Pediastrum boryanum*; in dieser Grundmasse einige verstreute *Sph. acut.*- und *Sph. cusp.*-Blätter; *Hypnaceen*blattreste; Farnsporangienreste; *Potamogeton spec.*, 1 Fr.

848—776 cm, Grobdetritus- und Phragmites-Torf. *Pediastrum boryanum*; *Chara spec.*, 1 Eiknospe; *Sph. acut.*, *Sph. cusp.*, *Sph. mag.*, *pap.*; Braunmoose, vereinzelt (856—848 cm, 824—808 cm *Drepanocladus exannulatus*, 784—776 cm *Drepanocladus fluitans*); Farnsporangien; Farn. sporen (*Dryopteris Thelypteris*), sehr häufig; *Lycopus europaeus*, 1 Fr.; *Potamogeton spec.*, 1 Stk.; *Eriophorum*-Fasern, vereinzelt; *Carex* Innenfrüchte, vereinzelt; *Phragmites communis*, Rhizomstücke; *Sparganium spec.*, *P.*, *Sparganium ramosum*, 1 Stk.

776—728 cm, Magnocaricetum-Torf, H 9, braun; *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*, *P. perforatum duplex*; *Sph. cusp.*, *Sph. acut*, häufig; *Sph. mag.*, vereinzelt; einige *Hypnaceen*blattreste; *Dryopteris Thelypteris*, Sporen; *Menyanthes trifoliata*, S. häufig; *Eriophorum*-Faserbüschel, häufig; *Carex*-Rhizome, sehr reichlich, *Carex lasiocarpa*, 1 Fr.

728—720 cm, Eriophorum-Torf, H 9, *Pediastrum boryanum*, *P. boryanum perforatum*; *Sph. cusp.*, *Sph. acut.*; *Eriophorum*-Fasern, überwiegend.

720—512 cm, Sphagnum-Torf, H 8—9, in oberen Proben H 6—7, *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*; *Sph. acut.*, *Sph. mag.*, häufig, *Sph. cusp.*, selten; Probe 640—648 cm *Polytrichum juniperinum*, *Drepanocladus fluitans*;

Probe 528—520 cm *Dicranum Bergeri*, *Eriophorum*-Fasern in unteren Proben reichlich, stellenweise reinen *Eriophorum*-Torf bildend, nach oben hin abnehmend.

512—448 cm, Wasser, bzw. sehr wäßriger Torf.

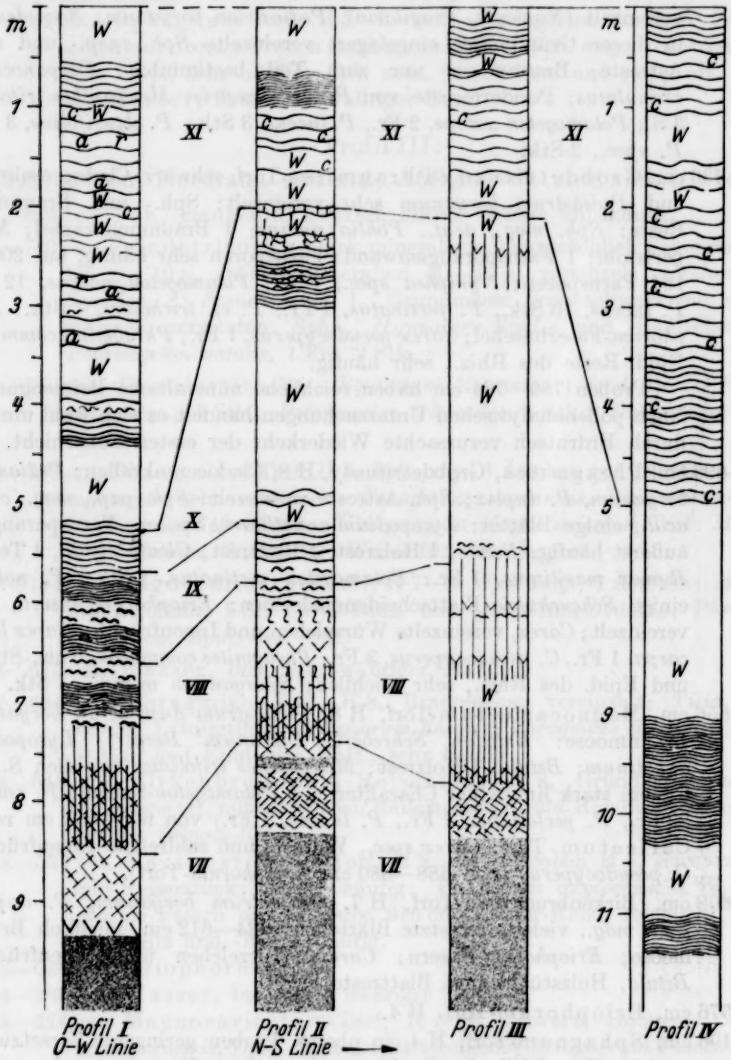


Abb. 7. Stratigraphie, Dürres Maar.

448—100 cm, Sphagnum-Torf, H 6—7, zunächst in H 4—5, allmählich zu H 1 übergehend; *Sph. acut.* unter ihnen *Sph. rub.*, überwiegend; *Sph. cusp.* unter ihnen *Sph. recurv.*, *amblyphyllum*; *Sph. mag.*, selten; *Hypnaceen*-blattreste, vereinzelt; *Dicranum Bergeri*, vereinzelt; Probe 272—264 cm, *Drepanocladus fluitans*; der *Sph.*-Torf wird stellenweise von *Eriophorum*-Torf und von wäßrigen Torfschichten unterbrochen.

Profil II:

(5,60 m vom Nordrand entfernt, Aufbau von unten nach oben.)

824—816 cm, Ton, kalkfrei, untere Grenze unbekannt.

816—776 cm, Feindetritusdy, schwarz, mineralisch, dicht, körnig; *Diatomeen*, vereinzelt (*Navicula*, *Fragilaria*), *Pediastrum boryanum*; *Scenedesmus*; in dieser Grundmasse eingelagert vereinzelte *Sph. cusp.*- und *mag.*-Astreste; Braunmoose nur zum Teil bestimmbar: *Drepanocladus exanulatus*; Peridermreste von *Pinus silvestris*; *Menyanthes trifoliata*, 3 S.; *Potamogeton natans*, 2 Fr., *P. lucens*, 3 Stk., *P. obtusifolius*, 3 Stk., *P. spec.*, 2 Stk.

776—736 cm, Grobdetritusdy-Phragmites-Torf, schwarz, Cladocerenkrallen und *Pediastrum boryanum* sehr vereinzelt; Sph.- und Braunmoos-Reste: *Sph. mag., acut., Pohlia nutans*; 1 Braunmooskapsel; Moospristom; 1 Farnsporangienwand; Farnsporen sehr häufig, auf 200 BP 164 Farnsporen; *Nymphea spec.*, 1 P.; *Potamogeton natans*, 12 Fr., *P. lucens*, 10 Stk., *P. pectinatus*, 1 Fr., *P. cf. trichoides*, 1 Stk.; *Eriophorum*-Faserbüschel; *Carex pseudocyperus*, 1 Fr.; *Phragmites communis*, Epid.-Reste des Rhiz., sehr häufig.

Proben 780—764 cm haben reichliche mineralische Beimengungen. Nach pollenanalytischen Untersuchungen handelt es sich wohl um eine durch Erdrutsch verursachte Wiederkehr der ersten Tonschicht.

736—696 cm, Phragmites, Grobdetritusdy, H 8, Cladocerenkrallen; *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*; *Sph.*-Astreste vereinzelt: *Sph. pap., mag., cusp., acut.*, einige Blätter; *Lycopodium annotinum*, Sporen; Farnsporangien, äußerst häufig; *Betula*, 1 Holzrest, 1 Blattrest; *Cicuta virosa*, 1 Teilfr.; *Rumex maritimus*, 1 Fr.; *Potamogeton pectinatus*, 1 Stk., *P. natans*; einige *Scheuchzeria*-Blattscheidenepidermen; *Eriophorum*-Fasern, sehr vereinzelt; *Carex*, vereinzelte Würzelchen und Innenfrüchte; *Carex lasiocarpa*. 1 Fr., *C. pseudocyperus*, 3 Fr.; *Phragmites communis*, Rhiz.-Stücke und Epid. des Rhiz., sehr reichlich; *Sparganium minim.*, 1 Stk.

696—656 cm, Magnocaricetum-Torf, H 8, *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*; Braunmoose: *Entodon Schreberi*, *Dicranum Bergeri*; *Lycopodium annotinum*; *Betula*, 1 Holzrest; *Menyanthes trifoliata*, reichlich S.; ab 672 cm stark limnischer Charakter mit *Potamogeton*-Samen: *P. natans*, 22 Fr., *P. perfoliatus*, 1 Fr., *P. lucens*, 1 Fr.; von 696—672 cm reiner Caricetum-Torf: *Carex spec.*, Wurzeln und zahlreiche Innenfrüchte; *C. pseudocyperus* (von 688—680 cm *Eriophorum*-Torf).

656—608 cm, Birkenbruchwald-Torf, H 7, *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*; *Sph. mag.*, viele unzersetzte Blättchen; 624—612 cm, reichlich Braunmoose; *Eriophorum*-Fasern; *Carex*, Würzelchen und Innenfrüchte; *Betula*, Holzstücke und Blattreste.

608—576 cm, Eriophorum-Torf, H 4.

576—496 cm, Sphagnum-Torf, H 4, in oberen Proben geringerer Zersetzungsgrad bis H 2; *Difflugia*; *Pediastrum boryanum*; *Micrasterias*; in unteren Proben *Sph. mag., cusp.*, vorherrschend, *Sph. acut., Sph. pap.*, vereinzelt; in oberen Proben *Sph. acut.* und *Sph. pap.*, vorherrschend.

496—296 cm, Wasser, bzw. sehr wäßriger Torf.

296—248 cm, Sphagnum-Torf, H 6, *Micrasterias*; *Sph. mag., imbr., cusp.*, vorherrschend. *Sph. acut.*, vereinzelt; *Eriophorum*-Faserbüschel, äußerst häufig, Proben 280—264 cm sind fast ausschließlich aus *Eriophorum*-Torf aufgebaut.

248—232 cm, Braunmoos-Torf, H 4, *Sph. mag.*, 1 Bl.; Braunmoose, überwiegend, *Hypnum*; *Betula*, Holzstücke; *Eriophorum*-Fasern.

232—208 cm, Wasser, bzw. sehr wäßriger Torf.

208—200 cm Magnocaricetum-Torf, H 4, *Betula*, 1 Holzstück; *Carex*-Würzelchen, häufig.

200— 64 cm, Sphagnum-Torf, H 2—3, mit eingelagerten torfigen Wasserschichten; oberste Proben stark zersetzt, H 7; *Sph. mag.*, vorherrschend, *Sph. cusp.*, sehr häufig; *Sph. acut.* (*acutifolium* und *rub.*), oft.

64— 0 cm, Wasser, bzw. sehr wäßriger Torf.

Profil III:

(1,60 m vom Nordrand entfernt, Aufbau von unten nach oben.)

836—828 cm, Ton, graubraun, kalkfrei, untere Grenze unbekannt.

828—780 cm, Feindetritusdy, stark mineralisch, hauptsächlich Feinmineralien bis zu 10 μ, gröbere Mineralien 30—40 μ, vereinzelt. *Melosira*, 1; *Synedra*, 2; *Scenedesmus*, 1. Grundmasse braunschwarz mit einigen schwach zersetzten *Sph.*-, *Hypnaceen-Epid.*- und Radizellenreste; *Potamogeton natans*, 1 Fr., 2 Stk.

780—756 cm, Grobdetritusdy, *Equisetum limosum*, 1 Epid.-Rest; *Potamogeton spec.*, 1 Stk., *Potamogeton trichoides*, 1 Stk.; *Eriophorum*-Faserbüschel.

756—720 cm, Phragmites-Torf, H 5, *Sph. mag.*, 1 Ästchen gut erhalten; Braunmoosreste sehr vereinzelt; *Phragmites communis*, Rhiz.-Stücke, sehr häufig. Bei 740—720 cm Übergang zu *Magnocaricetum*-Torf: *Menyanthes trifoliata*, S., häufig; Wurzelfilz von Seggen.

720—704 cm, Magnocaricetum-Torf, H 7—8, *Sph. mag.*, 1 Ästchen; *Menyanthes trifoliata*, 1 S.; *Carex*-Rhiz. und *Carex*-Innenfrüchte; *Phragmites communis*, Epid. des Rhiz.

704—672 cm, Wasser, bzw. sehr wäßriger Torf.

672—664 cm, Phragmites-Torf, H 8, Braunmoose vereinzelt; *Tilia*, 1 Fr.; *Betula*, 1 Holzstück; *Eriophorum*-Fasern; *Phragmites communis*, Rhiz.; Stücke und Epid. des Rhiz., sehr häufig.

664—648 cm, Birkenbruchwald-Reisertorf, H 8, Grundmasse schwarz, erdig zersetzt, mit sehr vielen Reisern und *Betula*-Holzresten; in obersten Proben Seggen-Rhiz.

648—552 cm, Magnocaricetum-Torf, H 8, obere Proben H 5, schwarz; 1 *Betula*-Reiserstück; Reiser häufig; *Vaccinium oxycoccus*, 1 Bl.; *Eriophorum*-Fasern nur in Probe 616 cm; *Carex*-Rhiz., reichlich; Seggenwurzelfilz und -Rhiz., häufig.

552—544 cm, Eriophorum-Torf.

544—288 cm, Wasser, bzw. sehr wäßriger Torf.

288—224 cm, Magnocaricetum-Torf, H 5—6, schwarz; Holzreste; *Scheuchzeria palustris*, Epid.-Rest der Blattscheide; *Eriophorum*-Fasern, häufig; Seggenwurzelfilz und -Rhiz., häufig; obere Proben H 1.

224—208 cm, Wasser.

208—000 cm, Sphagnum-Torf, H 1—2, oberste Proben stärker zersetzt. H 6. Profil H IV, aus der Mitte des Maars, *Sph.*-Torf, *Sph. cusp.*, *Sph. amblyphyllum* bauen den *Sph.*-Torf fast ausschließlich auf.

Nach vorstehenden Befunden war zu Beginn der Verlandung der See viel tiefer als beim Strohner Märchen. *Protococcales* und Diatomeen

spiegeln mit den zooplanktischen Ablagerungen und den Laichkrautgesellschaften den eutrophen Charakter wieder. Bei Beginn der Zone VIII bleibt die limnische Stufe gewahrt. Die reichen *Phragmites*-Rhizome in der Dy-Ablagerung zeigen die fortschreitende Verlandung an. Die beim Strohner Märchen festgestellte Niederschlagszunahme ist beim Dürren Maar nicht nachzuweisen, da der relative Wasserstand während der Zone VII und VIII noch so beträchtlich war, daß sich Feuchtigkeitszunahmen nicht bemerkbar machen konnten. Die Verlandung des kleinen Sees schließt mit *Magnocaricetum*-Torf, dessen Entwicklung stellenweise von limnischen Bildungen unterbrochen wird, ab. Braunmoose, Birkenbruchwaldtorf oder *Eriophorum*-Torf leiten zum *Sph.*-Torf über. Mächtige *Sph.*-Torfablagerungen, namentlich des jüngeren *Sph.*-Torfs, zeigt Profil IV aus der Mitte des Maars. Diese Torfschichten sind fast ausschließlich aus *Sph. cuspidatum* und *Sph. amblyphyllum*, die hier für eine infraaquatische Bildung der Ablagerungen sprechen, aufgebaut. Das Dürre Maar ist also kein echtes Hochmoor, auch weisen die Häufigkeit der Seggen nicht nur auf dem Moor, sondern auch im jüngeren Hochmoortorf auf mehr mesotrophen Charakter hin.

Die pollenanalytischen Untersuchungen ergänzen die stratigraphischen Befunde. Das Ende der telmatischen Stufe ist bei Profil I und II mit dem Punkt des jähen Ulmusabfalls erreicht, der mir nach der Zahleneinteilung von Overbeck und Schneider (1938) zum Grenzpunkt der Unterteilung der Zone VIII wurde. Im Profil III beginnt in der entsprechenden Schicht eine kleine Wasseransammlung, so daß es für die vorhergehende Bewertung nicht zu gebrauchen ist.

Besprechung der pollenanalytischen Untersuchungen und ihre Zoneneinteilung.

Daß die Eifel während des letzten Hochglazials und noch längere Zeit darüber hinaus eine völlig baumlose arktische Vegetation getragen hat, ist nach allem, was wir heute über die Verdrängung der Wälder durch das nacheiszeitliche Klima aus Mitteleuropa wissen, nicht zu bezweifeln. Unmittelbare pollenanalytische Belege fehlen allerdings aus unserem Gebiet, denn weder am Strohner Märchen noch am Dürren Maar wurden organogene Ablagerungen angetroffen, die älter sind als die frühe Wärmezeit. Die ältesten Spektren gehören zwar noch der Kiefernzeit an, doch sind immerhin schon wärmeliebende Holzarten in geringer Menge vorhanden.

Die Diagramme lassen sich in die Zonengliederung von Overbeck und Schneider (1938) einordnen. Die Unterteilung sei als Besprechung und Vergleich mit Nordwestdeutschland (NWD) zunächst durchgeführt.

Das Strohner Märchen (Abb. 8, 9 und 10).

Zone VI. Kiefernzeit: *Pinus* hat mit 92% ihren letzten Maximalpunkt erreicht. In der unter der 30 cm starken Tonschicht gelegenen Tonmudde hat

Pinus Werte von 51 und 52%. *Betula* weist Maxima von 40 und 70% auf. Da aber auch hier, außer *Corylus*, *Quercus* und *Ulmus* schwach vorhanden sind,

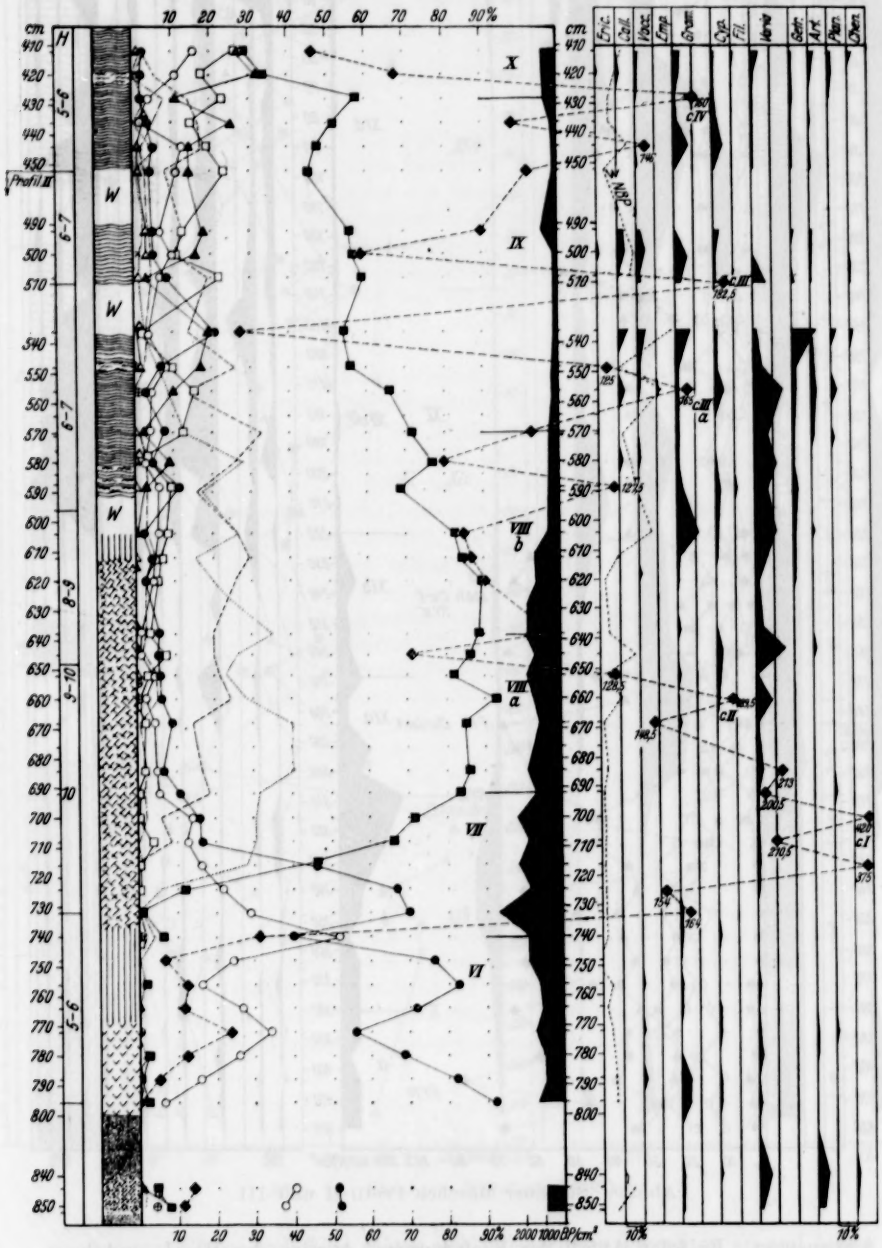


Abb. 8. Strohner Märchen Profil II und III.

gehört auch diese humose Schicht noch in die frühe Wärmezeit. Ein weiterer Aufschluß der Tonschicht verspricht daher keine neuen Ergebnisse und ist nicht

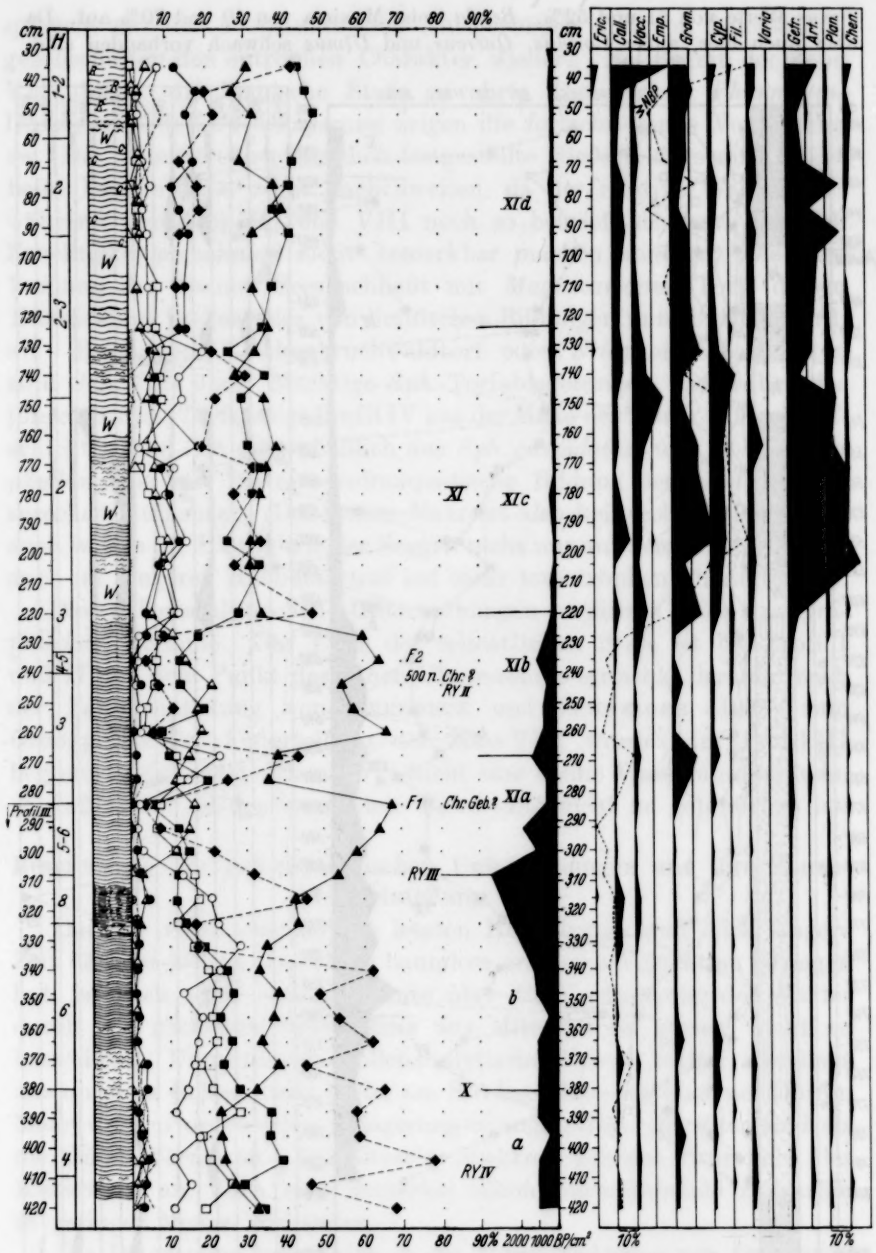


Abb. 9. Strohner Märchen Profil II und III.

lohnenswert. Es folgt Abfall der Kiefernwerte, Anstieg der Hasel- und kurzwährender Anstieg der Birkenwerte. Den Birkenwerten kommt lokale Bedeutung zu, stratigraphisch läßt sich in dieser Zeit Birkenbruchwald verfolgen.

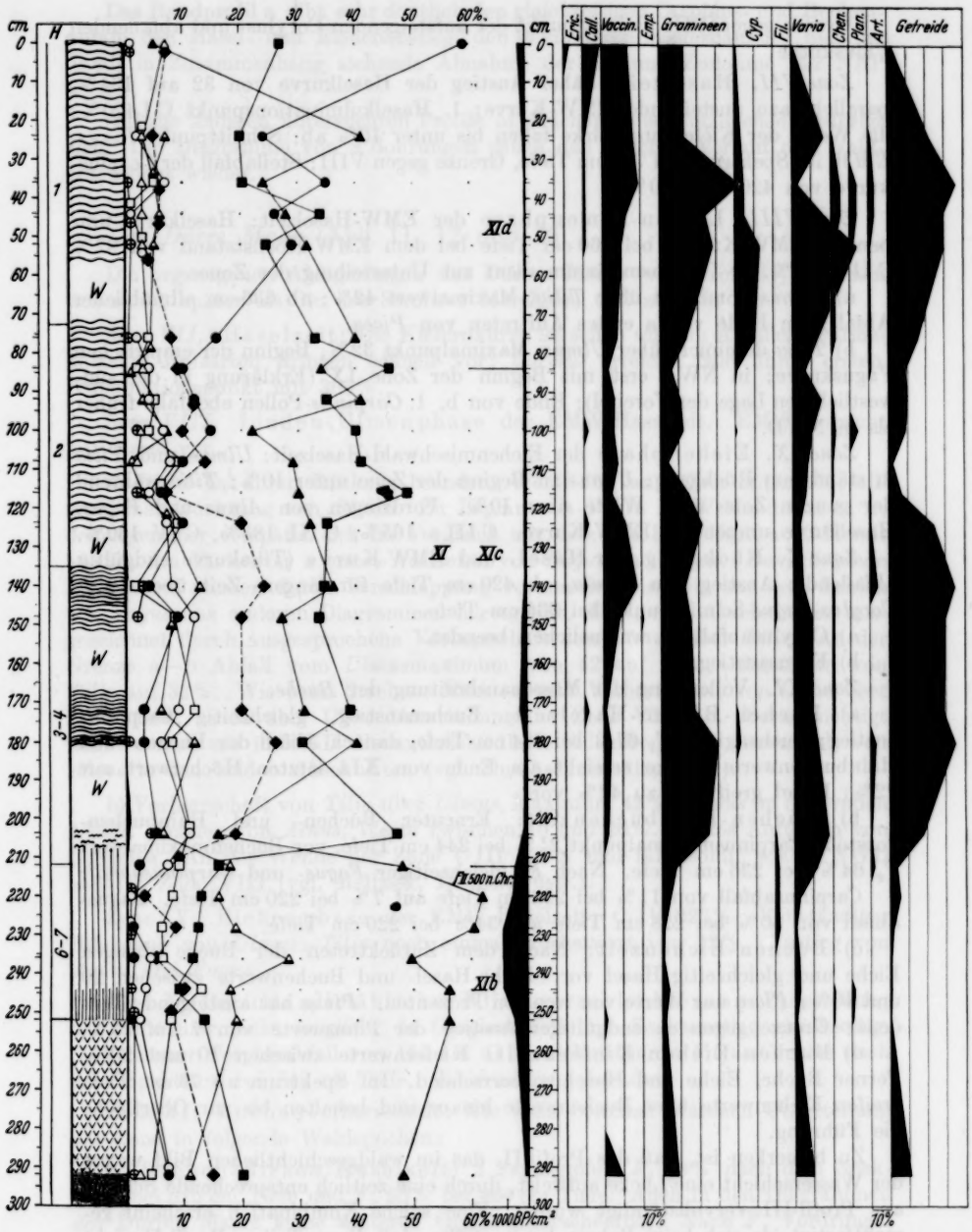


Abb. 10. Strohner Märchen, Profil a.

Quercus, *Ulmus* und *Tilia* zeigen sich mit geringen Prozenten an und bilden noch keine geschlossene Kurve. *Alnus* erscheint nach den EMW-Komponenten ganz am Schluß des Abschnitts.

Grenze gegen VII: Schnittpunkt der aufsteigenden Corylus- und abfallenden Pinuskurve.

Zone VII. Haselzeit: Jäher Anstieg der Haselkurve von 32 auf 164%, parallel dazu ansteigende EMW-Kurve; 1. Haselkulminationspunkt C I 420%; die Werte der Kiefer und Birke fallen bis unter 10% ab; Schnittpunkt *Pinus-EMW* im Spektrum bei 716 cm Tiefe, Grenze gegen VIII: Steilabfall der Corylus-kurve von 420 auf 200%.

Zone VIII. Linden-Ulmenphase der EMW-Haselzeit: Haselkurve umpendelt EMW-Kurve; bei 660 cm Tiefe bei dem EMW-Höchststand von 92% C II 189,5%. — Corylusminimum dient zur Unterteilung der Zone:

a) *Ulmus* dominiert über *Tilia*, Maximalwert 42%; ab 636 cm allmählicher Abfall; am Ende von a erstes Auftreten von *Picea*.

b) *Tilia* dominiert über *Ulmus*, Maximalpunkt 32%; Beginn der empirischen Faguskurve; in NWD erst mit Beginn der Zone IX (Erklärung in der südwestlicheren Lage der Voreifel); Ende von b, 1. *Carpinus*-Pollen ebenfalls früher als in NWD.

Zone IX. Eichenphase der Eichenmischwald-Haselzeit: *Ulmus* und *Tilia* in ständigem Rückgang; *Ulmus* zu Beginn der Zone unter 10%; *Tilia* während der ganzen Zone noch Werte über 10%. Vordringen von *Alnus* und *Fagus*. Haselkurve umpendelt EMW-Kurve. C III a 165%, C III 185%, C IV 160%.

Zone X. Rückgang der Hasel- und EMW-Kurve (Tiliakurve endgültig abfallend); Anstieg von *Betula*, ab 420 cm Tiefe für längere Zeit über 10%. *Corylus-Fagus*-Schnittpunkt bei 336 cm Tiefe.

a) Corylusabfall im wesentlichen beendet.

b) Fagusanstieg.

Zone XI. Vollendung der Massenausbreitung der *Buche*.

a) Buchen-Birken-Haselzeit: Buchenanstieg, gleichzeitig Carpinusanstieg; Buchengipfel F_1 67% bei 284 cm Tiefe, danach Abfall der Buchen- und Hainbuchenwerte; Birke erreicht am Ende von XIa letzten Höchstwert mit 22%; Hasel greift bis zu 42% vor.

b) Buchen-Hainbuchenzeit: Erneuter Buchen- und Hainbuchenvorstoß. Carpinusmaximalpunkt 21% bei 244 cm Tiefe, vor Buchenmaximalwert F_2 64% bei 236 cm Tiefe. Nach F_2 gleichzeitiger *Fagus*- und *Carpinusabfall:* Carpinusabfall von 11% bei 228 cm Tiefe auf 7% bei 220 cm Tiefe. Fagusabfall von 60% bei 228 cm Tiefe auf 34% bei 220 cm Tiefe.

c) Buchen-Eichenzeit: Nach dem Zurücktreten der Buche dringen Eiche und gleichzeitig Hasel vor. Eiche-Hasel- und Buchenwerte zwischen 20 und 40%; *Picea* nur Werte von wenigen Prozenten. *Pinus* hat ansteigende Tendenz; Grenze gegen d: endgültiger Anstieg der Pinuswerte von 7 auf 15%.

d) Buchen-Eichen-Kiefernzeit: Kiefernwerte zwischen 10 und 20%. Ferner Buche, Eiche und Hasel vorherrschend. Im Spektrum ab 76 cm Tiefe greifen Eichenwerte über Buchenwerte hinaus und behalten bis zur Oberfläche die Führung.

Zu bemerken ist, daß das Profil II, das im waldgeschichtlichen Bild wegen der Wasserschicht eine Lücke aufweist, durch eine zeitlich entsprechende Schicht aus Profil III vervollständigt wurde. Eine solche Kombination erscheint gerechtfertigt, da sich beim Bohren herausstellte, daß dieser Teil in Profil II nicht etwa ein reines zwischengeschobenes Wasserkissen darstellt, sondern vielmehr aus mit Wasser so stark durchsetztem Torf besteht, daß eine praktische Auswertung dieser erbohrten Schicht unmöglich war. Tatsächlich würde das Diagramm ohne diese eingeschobene Schicht einen sehr unwahrscheinlich stark sprunghaften Charakter im Waldgeschehen an dieser Stelle aufweisen.

Das Randprofil a gibt sehr deutlich den gleichzeitigen Carpinus- und Buchenabfall, den Hasel- und Eichenanstieg, den sekundären Kiefernanstieg und die damit in Zusammenhang stehende Abnahme der BP und Zunahme der NBP wieder.

Auf die anderen untersuchten Profile in gleicher Weise einzugehen, erübrigt sich. Die Diagramme von 8 Bohrungen geben den gleichen Verlauf des Waldgeschehens wieder.

Das Dürre Maar (Abb. 11, 12 und 13).

Die organogenen Ablagerungen des Dürren Maars (vgl. Profil II) beginnen wesentlich später als die des Strohner Märchens, und zwar in der

Zone VII. Haselzeit: Die Kiefernkurve ist schon sehr im Abfallen, wärmeliebende Holzarten dringen schnell vor; *Corylus* erreicht bald ihren ersten Kulminationspunkt mit 363%.

Zone VIII. Linden-Ulmenphase der EMW-Haselzeit. EMW herrscht mit Hasel vor.

a) *Pinus* hat ihren Rückzug beendet. Werte für lange Zeit unter 5%; allmählicher Rückgang von *Betula*. Zu Beginn von VIIIa EMW-Maximum 81%; demgegenüber verspätet sich im Vergleich mit dem Strohner Märchen C II mit 193%. Am Ende von a erstes Auftreten von *Fagus* und *Picea*. Davorliegende *Fagus*werte müssen durch Verschleppung verursacht sein, wie aus dem Fehlen von *Fagus* aus anderen Diagrammen hervorgeht. Der ganze Abschnitt ist ausgezeichnet durch ausgesprochene Vorherrschaft von *Ulmus* über *Tilia*. An der Grenze a—b Abfall vom *Ulmus*maximum von 42 auf 12%. Ansteigen von *Tilia* auf 32%. Wie beim Strohner Märchen gibt Vorherrschaft von Ulme über Linde bzw. Linde über Ulme Unterteilung der Zone VIII an. Berücksichtigt wurde ferner wie in NWD die unterschiedliche Pollenfrequenz, namentlich von *Alnus* in den beiden Abschnitten (vgl. Durchschnittsdiagramm).

b) Vorherrschaft von *Tilia* über *Ulmus*, Maximum 42%, *Ulmus* im dauernden Abfall. Anstieg von *Alnus*, Werte zwischen 10 und 20%. Erstes Auftreten von *Carpinus*. An der Wende der Zone C III 253% und fällt somit wie in NWD noch in Zone VIII (vgl. Melbeck, Deimern usw.).

Zone IX. Eichenphase der EMW-Haselzeit; C IV 223%. Vollständiger Rückgang von *Ulmus*; *Tilia* noch einmal Höchstwert von 32%. Anstieg von *Alnus* und *Fagus*.

Zone X. Periode allmählicher Klimaverschlechterung: Unterteilung der Zone hier nicht möglich, da *Corylus*abfall und *Fagus*anstieg gleichzeitig. Sehr rascher *Corylus*abfall von 155 auf 41%. Schnittpunkt *Fagus-Corylus* nach dem Spektrum bei 548 cm Tiefe. *Tilia*rückgang beendet.

Zone XI. Buchenvorherrschaft: Wie beim Strohner Märchen Unterteilung der Zone in folgende Waldepochen:

a) Buchen-Birken-Haselzeit: 2 Fagusgipfel: F_1 65% nach dem Spektrum bei 510 cm Tiefe und F_2 55% bei 404 cm Tiefe. Auch in den Diagrammen des Dürren Maars keine weiteren Gipfel unterscheidbar. Nach F_1 Vordringen von *Betula*, nach F_2 wird der letzte Höchststand mit 41% erreicht. Im Schattenrißdiagramm, Proben 60—71, bei geringen *Fagus*werten außer Förderung von *Betula* und *Corylus* die von *Quercus* und *Alnus* deutlich erkennbar.

b) Buchen-Hainbuchenzeit: Nach Zurücktreten von *Betula* und *Corylus* *Fagus*- und *Carpinusvorstoß*; ausgedehnter als beim Strohner Märchen.

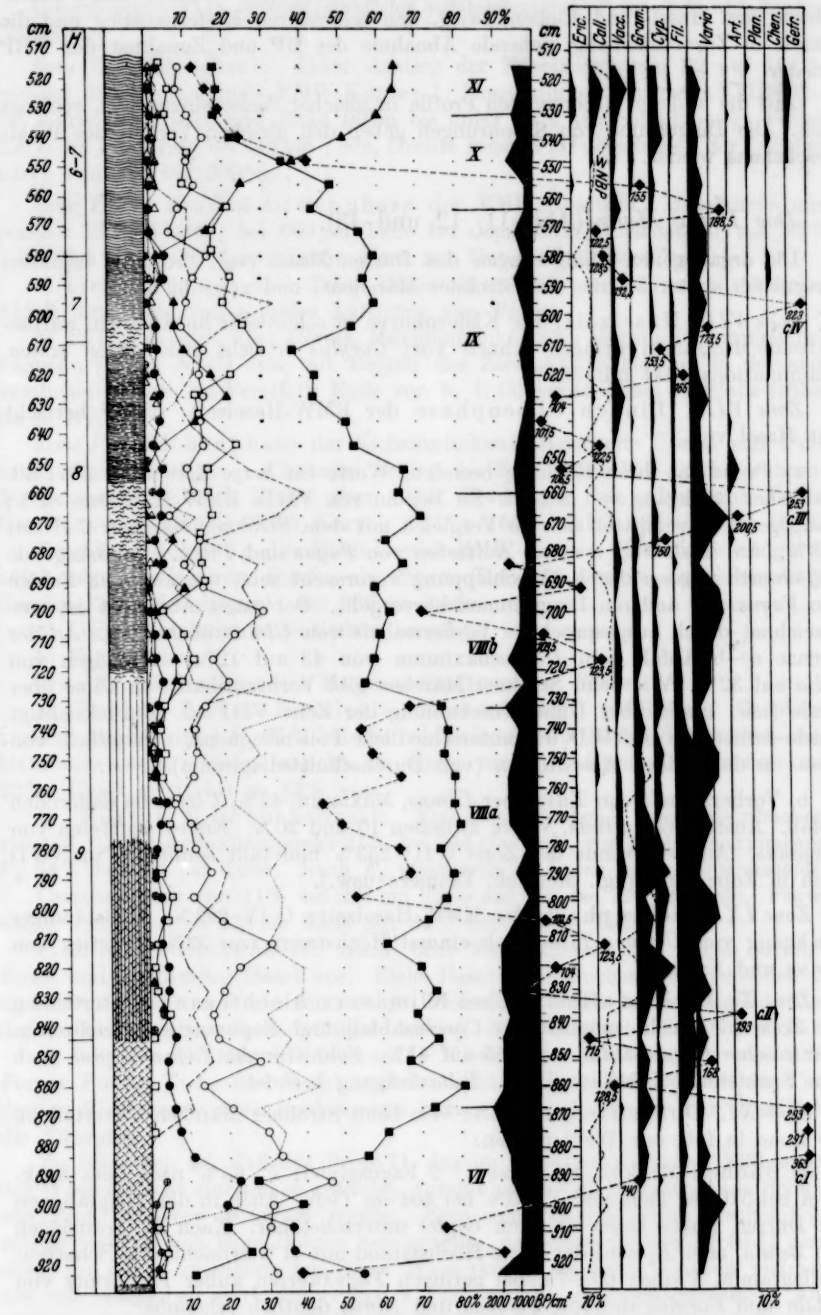


Abb. 11. Dürres Maar, Profil I.

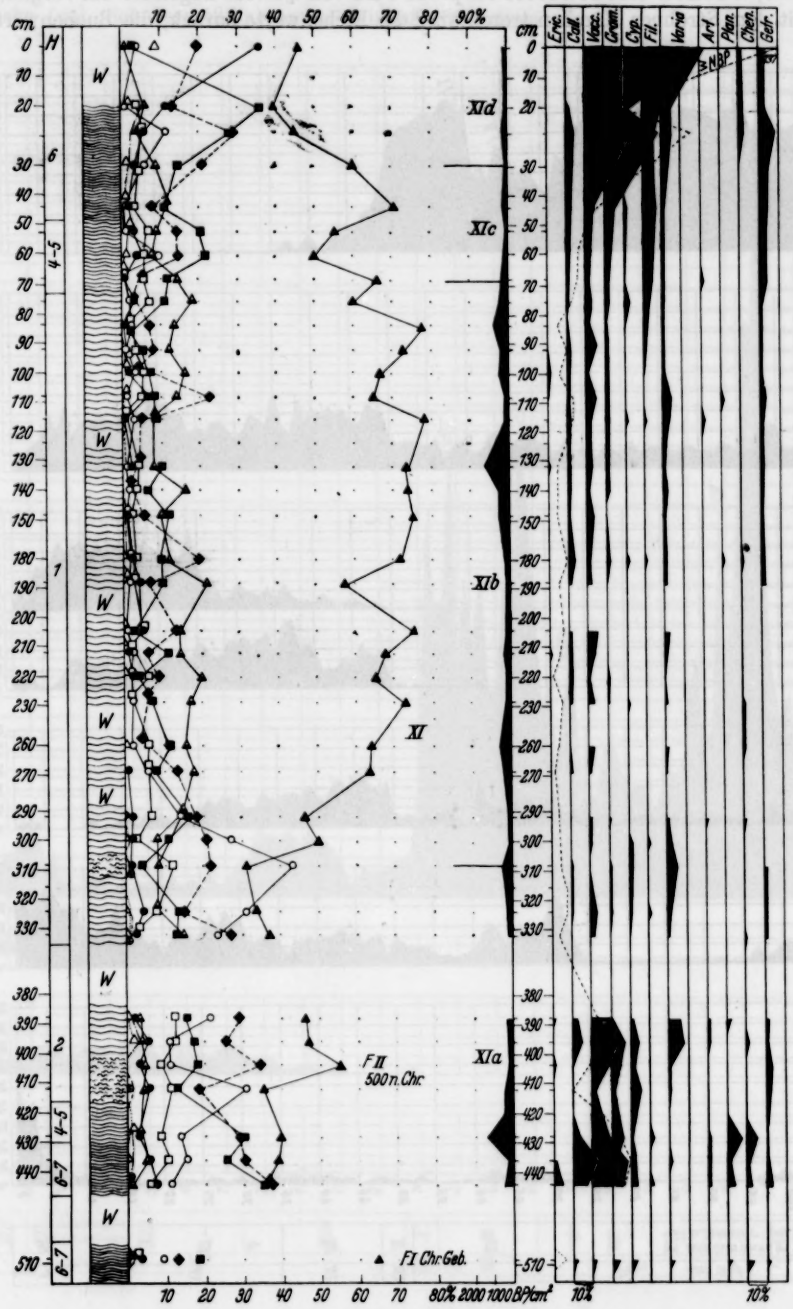
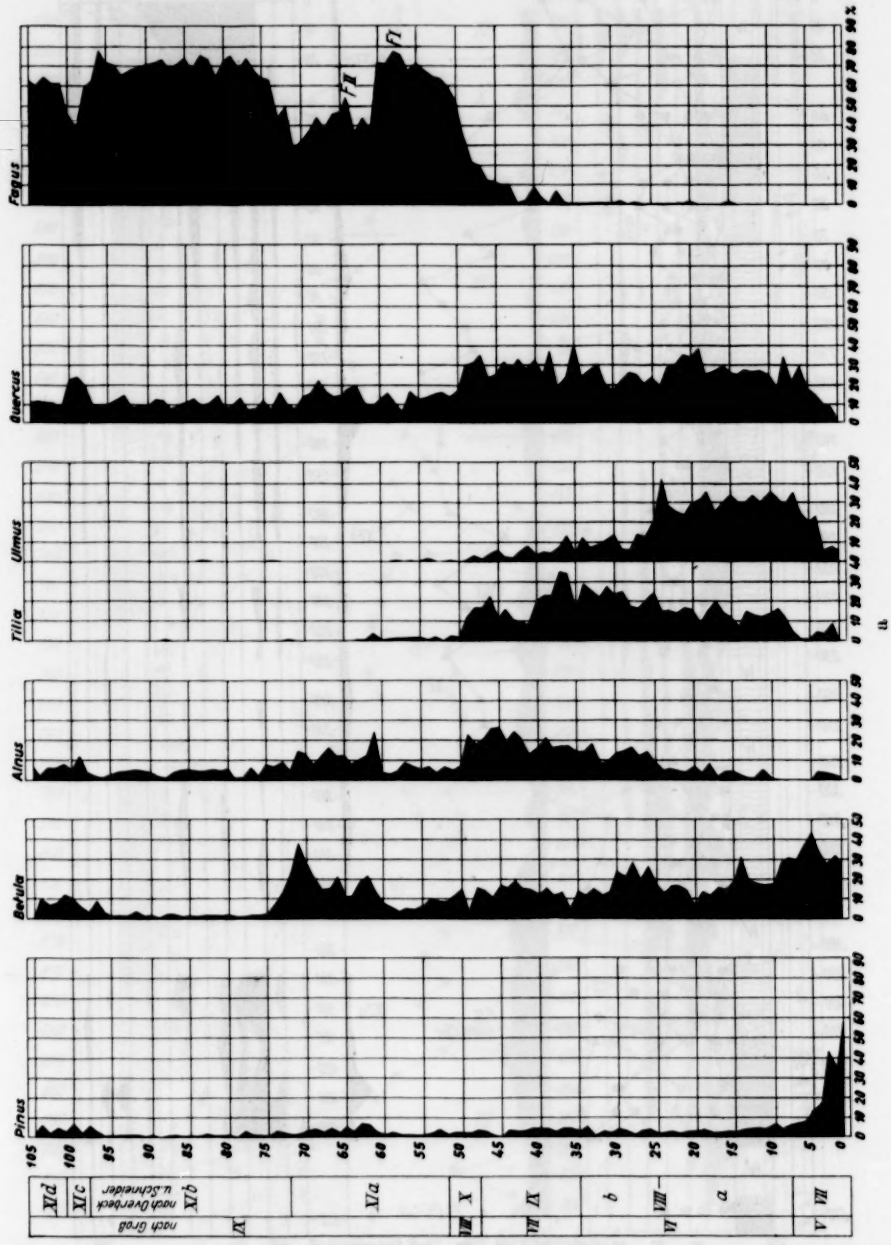


Abb. 12. Dürres Maar, Profil I (ab 100 cm Profil III und IV).

c) Buchen-Eichenzeit: *Carpinus* wird von *Quercus* abgelöst. Im Vergleich mit dem Strohner Märchen treten aber die Eichenwerte zurück, die Buchenwerte



herrschen weiterhin vor. Absinken der Buchen- und Hainbuchen, nach dem Spektrum bei 44 cm Tiefe, ist wohl auf menschlichen Eingriff zurückzuführen.

(Beachte NBP.) Lichtliebende Baumarten Eiche und Hasel ferner Erle und Birke (vgl. Schattenrißdiagramm) dringen kurzfristig vor.

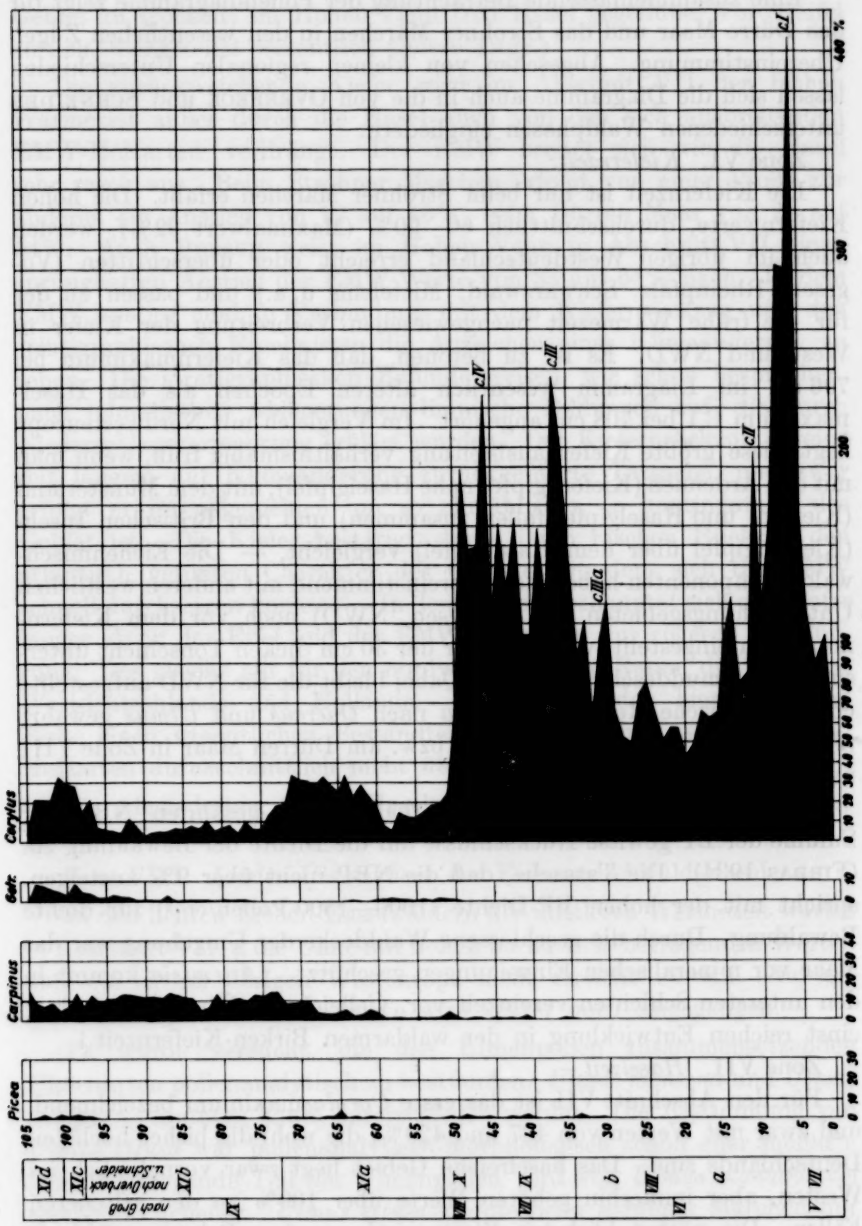


Abb. 13a u. b. Dürres Maar, Durchschnittsdiagramm.

d) Buchen-Eichen-Kiefernzeit: Sekundärer *Pinus*anstieg; *Picea* stets nur vereinzelt vorhanden.

Die Waldgeschichte der Voreifel im Vergleich mit westeuropäischen Waldentwicklungen.

Eine zusammenfassende Betrachtung der Pollendiagramme zeigt für das Dürre Maar und das Strohner Märchen in den wesentlichen Zügen Übereinstimmung. Abgesehen von kleinen regionalen Unterschieden lassen sich die Diagramme auch in die von OVERBECK und SCHNEIDER unterschiedenen Waldphasen eingliedern.

Zone VI. *Kiefernzeit:*

Die Kiefernzeit ist nur beim Strohner Märchen erfaßt. Die hohen Kiefernwerte, durchschnittlich 60—90% (Maximalwert 92%), werden auch im übrigen Westdeutschland erreicht oder überschritten (Vogesen, Rheinpfalz, Schwarzwald, Mittelems u. a.) und passen zu der für die frühe Wärmezeit nachgewiesenen Verbreitung der Kiefer in West- und NWD. Es ist zu betonen, daß das Kiefernmaximum bei 796 cm im Diagramm wesentlich älteren Epochen als das Haselmaximum C I bei 708 cm angehört. Im Vergleich mit Nordwesteuropa liegt diese größte Kiefernausbreitung verhältnismäßig früh, wenn man mit den Ardennen (Kieferngipfel nahe Haselgipfel), mit dem Münsterland (Kiefern- und Haselgipfel fallen zusammen) und den Britischen Inseln (Kieferngipfel über dem Haselgipfel) vergleicht. — Die Eichenmischwald-Komponenten haben sich übereinstimmend mit anderen westlichen Untersuchungsgebieten (vgl. Vogesen, NWD) noch vor dem Kiefernmaximum eingestellt, wie die unter der 30 cm dicken Tonschicht untersuchte Torfmuddeschicht ergab. Dabei bleibt die für NWD aufgestellte charakteristische Reihenfolge *Tilia* nach *Quercus* und *Ulmus* gewahrt (*Fraxinus* wurde erst in Zone VII bzw. am Dürren Maar in Zone VIII nachgewiesen).

Bekanntlich läßt das Mengenverhältnis der gesamten NBP zur Summe der BP gewisse Rückschlüsse auf die Dichte der Bewaldung zu. (FIRBAS 1934). Die Tatsache, daß die NBP nicht über 9% ansteigen, spricht mit der hohen BP-Dichte (1000—1500 Pollen/cm²) für dichte Bewaldung. Durch die geschlossene Walddecke der Umgebung war das Maar vor mineralischen Einwehungen geschützt. (*Artemisia* kommt in den untersten Schichten vereinzelt vor, vielleicht als Überbleibsel einer einst reichen Entwicklung in der waldarmen Birken-Kiefernzeit.)

Zone VII. *Haselzeit.*

Für den Abschnitt VII ist das erste *Corylus*maximum bezeichnend, und zwar mit Werten von 407 und 420%, die wohl die bisher höchsten Deutschlands sind. Das haselreiche Gebiet liegt zwar vornehmlich im Westen, aber immerhin gehören Werte über 100% zu den selteneren Fällen. Die nächst höchsten Werte sind aus dem Schwarzwald mit 280% und den Niederlanden mit 248% zu melden. PERSCH fand für das Hohe Venn einmal bei C I 300%. — Was die Haselverbreitung

angeht so läßt sich für die feuchten Tiefenlagen im Westen eine starke Haselvertretung nachweisen. (Im Mainzer Becken zurücktretend, da Gebiet zu trocken; im Hohen Venn tritt Hasel gegenüber Vordereifel zurück, Vordereifel wesentlich tiefere Lage.)

Die zurückweichende Kiefer wird im Abschnitt VII der frühen Wärmezeit außer durch die Hasel auch von den sich ausbreitenden EMW-Holzarten verdrängt. Der EMW breitet sich wie die Hasel sehr rasch aus. Beim Strohner Märchen erfolgt von einer Probe zur anderen ein Anstieg von 12 auf 46%, beim Dürren Maar von 28 auf 54%. Auch Persch weist im Hohen Venn in Abschnitt VII einen sprunghaften Anstieg der EMW-Werte von 33 auf 64% nach. In dem EMW-Anstieg sind in Verbindung mit dem Kiefernrückzug und den stratigraphischen Ergebnissen die Anzeichen einer Klimaänderung zu sehen. Die stratigraphischen Befunde weisen, wie schon besprochen, nach telmatischen Ablagerungen limnische Bildungen auf, die durch Niederschlagsvermehrung erklärt wurden. Der Kiefernrückzug ist eine seit langem auf Klimaänderung zurückgeführte Tatsache, und zwar erfolgt er im allgemeinen um so allmählicher, je kontinentaler das Gebiet ist. Die Kiefer bestätigt durch ihren raschen Rückzug den atlantisch getönten Charakter des Gebietes, in dem sich der EMW schnell durchsetzen konnte. — In den Vogesen behauptet sich die Kiefer länger als in der Eifel und der EMW übernahm nur zögernd die Führung. Das gleiche gilt für den nordwestdeutschen Raum, die Tieflagen Westdeutschlands und Hollands. Außerdem bilden hier Erle und Birke einen wesentlichen Bestandteil im Waldaufbau, so daß EMW-Holzarten durchschnittlich nicht über 20% ansteigen.

Die Abgliederung einer „Haselzeit" und nicht wie in NWD einer „Kiefern-Haselzeit" ist aus dem vorhergehenden verständlich.

Zone VIII. *Linden-Ulmenphase* der Eichenmischwald-Haselzeit.

In den lichten Eichen-Haselwäldern der mittleren Wärmezeit wartet in Abschnitt VIII a die Ulme mit hohen bis zu 40% betragenden Werten auf, wie sie im übrigen Westeuropa nicht erreicht werden. Auf die Schwankungen der Ulmenkurve wird später noch eingegangen.

Es wurde versucht, die den Ulmenpollen zusammensetzenden Ulmenarten pollenanalytisch zu bestimmen. *Ulmus montana* und *Ulmus campestris* konnten kaum unterschieden werden. Die Bestimmung von *Ulmus effusa* war pollenanalytisch-morphologisch schon eher möglich. Der überwiegende Teil der Ulmenpollen wird von *Ulmus montana* vel *campestris* geliefert. *Ulmus effusa* konnte beim Strohner Märchen nur einmal bei Profil H II Tiefe 620 cm, und beim Dürren Maar bei Profil I, Tiefe 752 cm, sicher nachgewiesen werden. Beide Nachweise fallen in die mittlere Wärmezeit.

Im 2. Teil der mittleren Wärmezeit VIII wird die Ulme von der Linde überflügelt. Der Lindenpollenniederschlag setzt sich zusammen aus *Tilia cordata* und *Tilia platyphyllos*, und zwar tritt letztere gegenüber der ersteren erheblich zurück. Die ersten Lindenpollenfunde ließen sich nur als *Tilia cordata* bestimmen. *Tilia platyphyllos* ließ sich beim Dürren Maar im Profil II bei 756, 748, 692, 676, 668, 652, 664 und 620 cm Tiefe und im Profil I bei 764, 756, 740, 724, 548 und 532 cm Tiefe sicher nachweisen.

Tilia cordata verträgt nordisches Landklima und konnte sich daher schon in der frühen Wärmezeit ausbreiten. *Tilia platyphyllos* dagegen ist ein Baum mit ozeanischer Klimatönung, der am Kanal und der mitteldeutschen Gebirgsschwelle seine Nordgrenze findet. In den feuchten Höhenlagen finden sich daher von der mittleren Wärmezeit an beide Lindenarten, die den reichen Lindenpollenanteil erklären.

Erwähnt seien noch die im Pollenbild der verschiedenen Profile des Strohner Märchens und des Dürren Maars auffallenden periodischen Schwankungen der Ulmenkurve, die möglicherweise auf trockene und feuchte Zeitabschnitte zurückzuführen sind (vgl. WELTEN, AARIO). Es ist jedoch zu beachten, daß die übrigen Baumarten, wie Linde und Hasel den rhythmischen Schwankungen nicht unterworfen sind.

Zone IX. *Eichenphase* der Eichenmischwald-Haselzeit.

Im Gegensatz zu Norddeutschland, wo die Linde mit der Einwanderung der Buche zurückweicht, zieht sich in der Voreifel ebenso wie im Hohen Venn die Linde erst am Ende der Zone IX zurück. Eiche und Hasel sind unter den wärmeliebenden Holzarten auffallend — gegen sie erscheint der Lindenanteil gering — am Waldaufbau beteiligt, so daß man mit OVERBECK und SCHNEIDER diese Waldperiode als eine Eichenphase der Eichenmischwald-Haselzeit abgliedern kann. (STEINBERG teilt in dieser Zeit einen Eschen-Linden-Haselabschnitt für das Untereichsfeld ab.) Die Esche erscheint auch in der Voreifel zum ersten Mal mit etwas höheren Werten, jedoch liegen auch hier wie in anderen Gebieten (Hohes Venn, Untereichsfeld, Gifhorn) ihre Werte durchschnittlich unter 5%.

Auch die Erle ist neben der Hasel und Eiche nicht bedeutend genug, um sie in die Abgrenzung der Waldperioden miteinzubeziehen. Ihre Häufigkeit im Abschnitt IX stimmt mit west- und mitteleuropäischen Untersuchungen überein. (STEINBERG, Untereichsfeld; FIRBAS, Rheinpfalz u. a. gliedern eine Eichen-Erlenzeit ab.)

Die Buche, die schon in VIIIb eine geschlossene Kurve bildete, breitet sich allmählich aus. Die frühere Buchenausbreitung als in NWD stimmt ziemlich mit westlichen Moorprofilen überein (Rheinpfalz und auch Hohes Venn) und erklärt sich aus der südwestlicheren Lage der Untersuchungsgebiete.

In der Zone IX ist zum ersten Male Tannenpollen nachweisbar, und zwar zu 0,5%. Dieser ist wie auch die übrigen Tannenpollen dem Ferntransport zuzuschreiben.

Die Dichte der Bewaldung war bisher beim Strohner Märchen und beim Dürren Maar seit Beginn der Moorbildung unverändert. In der Zone IX und schon am Ende der Zone VIII beobachtet man namentlich am Strohner Märchen eine Abnahme der BP, eine Zunahme der NPB, ein Absinken des EMW, eine Zunahme der Erlen- und Haselpollen, der Getreide-, *Artemisia-* und *Plantago*werte. Diese Änderungen in der Waldzusammensetzung stimmen mit den Beobachtungen von Iversen überein, der diesen Erscheinungen eine Rodung und Durchlichtung der Wälder durch die siedelnden Neolithiker zugrunde legt. Allerdings ließ sich bei den Untersuchungen Iversens eine Brandschicht finden, in der Iversen eine Rodung, und zwar durch Feuer, bestätigt sieht. So ist am Ende von VIII und zu Anfang der Zone IX mit der ersten pollenanalytisch nachweisbaren Besiedlung (vgl. Untereichsfeld, Federseegebiet) ein erster menschlicher Eingriff ins Waldgeschehen anzunehmen.

Zone X. *Periode allmählicher Klimaverschlechterung:*

Am Dürren Maar breitet sich *Fagus* in dieser als Buchen-Eichenzeit zu bezeichnenden und hier nicht weiter unterteilten Zone X sehr rasch aus. Auffallend ist dabei der rapide Haselabfall, für den sich in dieser Zeit und in diesem Ausmaß kaum ein weiteres Beispiel finden läßt. Zwar ist ein Rückgang der Haselwerte recht allgemein verbreitet im gleichen Zeitabschnitt festgestellt worden, aber die absolute Dominanz hat *Corylus* in anderen Gegenden des westlichen Deutschlands doch meist schon früher verloren.

Anders als am Dürren Maar zeichnet sich die Zone X am Strohner Märchen ab. Hier zieht sich die Hasel nach anfangs allerdings beträchtlichem Sprung viel allmählicher zurück. Dabei ist freilich zu beachten, daß der Diagrammabschnitt von 290—450 cm dem Profil III entnommen ist, da das Profil II hier so wäßrigen Torf führte, daß er mit dem Bohrer nicht erfaßbar war. Wesentliche Fehler dürften aber durch die vorgenommene Kombination nicht bedingt sein. Jedenfalls sei am Strohner Märchen eine Gliederung der Zone X in die Abschnitte a (Eichenphase II der Eichenmischwald-Haselzeit) und b (Eichen-Buchenphase) durchgeführt.

In Xa ändert sich am Strohner Märchen die Bewaldungsdichte nicht, in b dagegen nimmt sie wieder zu (beachte Zunahme der BP-Dichte, Abnahme der NBP). *Ericales, Calluna, Vaccinium* und Gramineen umfassen wenige Prozente. Die geringen Cyperaceen werte werden von auf dem Moor wachsenden Arten bedingt sein. *Artemisia, Plantago* und *Chenopodium* erreichen nicht mehr als 1,5%.

Die Getreidepollenwerte sind kleiner als 1% und geben somit Zeugnis der Bewaldungsdichte.

Am Dürren Maar wird der erste Getreidepollen nachgewiesen.

Zone XI. *Buchenzeit.*

Die Buchenzeit läßt sich in die folgenden Abschnitte untergliedern, bei denen allerdings zu bemerken ist, daß die Untergliederung nicht bei beiden Mooren gleiche Zeitabschnitte erfaßt.

a) *Buchen-Birken-Haselzeit.* Schon bald nach der Massenausbreitung von *Fagus* sind in dem raschen Wiederabsinken der Buchenkurve nach F_1 und in der Zunahme der NBP menschliche Eingriffe ins Waldgeschehen zu sehen. Am Dürren Maar bringt die Rodung der schattigen Buchenwälder eine auffallende Förderung lichtliebender Holzarten mit sich (Eiche, und besonders Hasel und Birke). — Die Be- und Entwaldungen sind aber ganz lokalen Verhältnissen unterworfen, so daß die Förderung der lichtliebenden Holzarten am Strohner Märchen nur kurzfristig in Erscheinung tritt.

b) *Buchen-Hainbuchenzeit.* Mit der erneuten Ausbreitung der Buche steigen die Hainbuchenwerte an und erreichen beim Strohner Märchen vor dem 2. *Fagus*gipfel ihren Maximalwert mit 21%. Zur gleichen Zeit erreicht die Hainbuche in anderen deutschen Landschaften ebenfalls ihr Maximum (vgl. STEINBERG, Untereichsfeld; FIRBAS, GRÜNIG, MÜLLER, WEISCHEDEL und WORZEL, Vogesen). Auch an dem Pollenniederschlag in XIb des Dürren Maars hat die Hainbuche neben der Buche auffallend hohen Anteil. Dieser Abschnitt gehört einer späteren und weitaus längeren Zeitepoche an als derjenigen beim Strohner Märchen.

c) *Buchen-Eichenzeit.* Diese zeigt sich am Dürren Maar nur als kurzfristiges Waldstadium mit sehr hohen Buchenwerten an. — Zweifellos gehen die diesen Abschnitt kennzeichnenden Veränderungen der Waldzusammensetzung, d. h. das Ansteigen der Eichen- und Haselkurve, der beginnende Rückgang von Buche und Hainbuche auf Tätigkeit des Menschen zurück. Das zeigt schon die abnehmende Bewaldungsdichte (Zunahme der NBP-, Abnahme der BP-Dichte).

Grundsätzlich die gleichen Veränderungen, nur sehr viel ausgeprägter und sich über einen viel längeren, schon gegen Ende des ersten nachchristlichen Jahrtausends beginnenden Zeitraum erstreckend, charakterisieren die Zone XIc am Strohner Märchen: Hier haben Buche, Eiche und Hasel ungefähr den gleichen Pollenanteil. Umfangreiche Rodungen haben zu einer starken Auflichtung des Waldbildes (hohe Werte der NBP, erhebliche Abnahme der BP-Dichte, Ansteigen der Kurve von *Pinus*) und damit zur Förderung der lichtliebenden Hölzer, vor allem der Hasel und Eiche geführt. Die Eiche mag auch bewußt für die Schweinemast gefördert sein. Ferner ist hinsichtlich der starken

Zurückdrängung der Buche daran zu denken, daß diese unter unseren gesamten Laubhölzern am wenigsten zu Stockausschlägen neigt und daß sich bei Wiederbewaldung von Schlagflächen Niederwälder entwickeln, in denen die Buche wegen ihrer geringen vegetativen Vermehrungsfähigkeit gegenüber der Eiche durchaus ins Hintertreffen gerät. — Wenn andererseits in Abschnitt XIc die so reichlich aus dem Stock treibende Hainbuche nichtsdestoweniger einen erheblichen Rückgang erfährt, so steht das zu dem vorher Gesagten nicht im Widerspruch. Denn gerade der hainbuchenreiche Wald dürfte am radikalsten der Rodung und Umwandlung in Acker- und Siedlungsland zum Opfer gefallen sein, da vielfältig durch ELLENBERG nachgewiesen wurde, daß der Eichen-Hainbuchenwald vermöge seiner besseren Bodenverhältnisse bevorzugte Siedlungsgebiete lieferte. — Schließlich sind bei beiden Maaren (am Strohner Märchen schon nach F_2, am Dürren Maar erst vor einigen Jahrhunderten) als allgemeine Merkmale der Entwaldung und Kultivierung neben geringer Pollendichte und hohen NBP-Werten ein häufiges Vorkommen von *Artemisia*, *Centrospermen*, *Plantago*, *Centaurea* zu verzeichnen. Auch tritt — durch Ferntransportauslese — der Pinuspollen zweifellos stärker hervor, denn eine Anpflanzung der Kiefer schon zu dieser Zeit ist nicht anzunehmen. Endlich sprechen auch gewisse mineralische Einwehungen in den Torfschichten für eine Auflockerung der Vegetationsdecke.

d) *Buchen-Eichen-Kiefernzeit.* In diesem Abschnitt macht sich, wenigstens in seinem jüngeren Teil die forstliche Anpflanzung von Nadelholz bemerkbar, von dem die Kiefer, die sich heute ziemlich häufig in den Laubwald der Umgebung eingesprengt findet, einen Pollenwert von 59% erreicht (Strohner Märchen, Profil a; Abb. 10). Auch der Fichtenpollen tritt stärker in Erscheinung als bisher, bringt es aber nicht über 8%. — Im Gegensatz zum Strohner Märchen, wo die Entwaldung schon frühzeitig begonnen hatte, scheint sie beim Dürren Maar erst in diesen jüngsten Jahrhunderten im größeren Umfang durchgeführt worden zu sein.

Der pollenanalytische Nachweis des Getreidebaues.

Die Getreidepollen wurden nach Angaben von FIRBAS (1937) auf Grund morphologischer Merkmale und Größenmessungen vom Wildgrastyp unterschieden. Alle unterhalb einer Größenordnung von 38,1 μ liegenden Getreidepollen lassen sich schwer vom Wildgrastyp trennen und wurden daher den Gramineen eingereiht. Die Zahl der tatsächlich vorhandenen Getreidepollen liegt also höher als die angegebene. Die Gruppierung in drei zeitlich aufeinanderfolgende größenstatistische Ordnungen, wie J. MÜLLER sie durchführt, ließ sich nicht erkennen. Es treten aber, wie bei FIRBAS (1937), in den älteren getreideführenden

Schichten Pollen bis zu 53,6 μ auf (FIRBAS 52,3 μ) und erst in historischer Zeit, in der auch *Triticum sativum*, *Avena sativa* und *Secale cereale* erscheinen, Pollen bis zu 62,4 μ (FIRBAS 60,8 μ).

Das Strohner Märchen.

Im Abschnitt VIIIb, mit dem Beginn der geschlossenen *Fagus*kurve lassen sich die ersten Getreidepollen mit schon 1,5% nachweisen. Im Anfang der Zone IX erreicht die Getreidekurve schon 13,5%. Es ist bemerkenswert, daß mit diesem ersten, sehr wahrscheinlich in das späte Neolithikum fallenden Getreidemaximum ein starker Ausschlag der Kiefernkurve auf 21% (Abb. 8 bei 536 cm Tiefe) zusammenfällt, welcher ebenfalls, wie das Verhalten der Getreidekurve selbst, als Ausdruck von Rodungen gewertet werden dürfte. In der Folgezeit breitet sich der Wald, wenigstens lokal, offenbar wieder aus. Nach den Erfahrungen von IVERSEN wurde in den Proben 292—324 cm Tiefe auf 1000 BP gezählt. um die Getreidepollenwerte auch bei geringer Besiedlung und geringer Pollenverwehung zu erfassen. Die Getreidepollen sinken bis auf 0,1% ab. Das Siedlungsland ist also nicht vollständig verlassen worden, wohl aber wird in der Umgebung des Maars wenig Getreide gebaut worden sein. Beim *Fagus*gipfel F_1 steigt dann der Getreidepollen wieder bis zu 2% an; möglich, daß auch hier die dann plötzlich einsetzenden Verschiebungen der Baumkurven Ausdruck menschlicher Eingriffe sind. Ganz zweifellos ist aber letzteres der Fall in dem bald nach F_2 beginnenden Zeitraum, in dem der Getreidepollen rasch auf 37% ansteigt, unter gleichzeitigem Häufigerwerden von als Kulturbegleiter in Frage kommenden Pflanzen wie *Artemisia*, *Plantago*, *Centrospermen* und *Centaurea*. Daß in der Tat die auf F_2 folgende so auffällig starke Zurückdrängung der Buche unter gleichzeitiger Förderung namentlich der Eiche und Hasel nur das Ergebnis der menschlichen Siedlungstätigkeit sein kann, wird durch nichts klarer bewiesen als durch den Vergleich mit den Verhältnissen am Dürren Maar. Dort nämlich, wo die Getreidekurve während der gesamten Nachwärmezeit nur geringe Werte erreicht oder auch ganz aussetzt, wo also Ackerbau und Rodung einen viel geringeren Umfang gehabt haben müssen, behält auch der Wald unter überragender Führung durch die Buche vielmehr seine natürliche Struktur.

Obgleich nun freilich nach dem *Fagus*gipfel F_2 eine erhebliche Zunahme der Rodungen um das Strohner Märchen anzunehmen ist, darf man nicht ohne weiteres allein aus der starken Zunahme des Getreidepollens auf eine entsprechende Vergrößerung der Ackerbauflächen schließen. Es kann diese Zunahme nämlich auch mit dem Übergang zum Roggenbau zusammenhängen. Der hinsichtlich Klima und Boden anspruchslose Roggen hat erst durch die postglaziale Klima-

verschlechterung seine Bedeutung erhalten und wird bekanntlich erst seit der Eisenzeit bei uns kultiviert. Roggen aber, als ausgesprochen auf Windbestäubung eingestellte Pflanze, verstreut nach FIRBAS und SAGROMSKY (1947) ungefähr 500mal soviel Pollen als alle anderen Getreidegattungen!

In diesem Zusammenhang ist ferner zu bemerken, daß die Ausschläge der Getreidekurve nach ihrem kräftigen Anstieg mit Beginn der Zone XIc in der Folgezeit stark wechseln. Ein ausgeprägter Rückgang macht sich im 2. Teil von XIc bemerkbar, namentlich aber auch zur Gegenwart hin, wie es vor allem das den jüngsten Zeitabschnitt erfassende Profil a Abbildung 10 zeigt. Es werden vor allem Veränderungen im Anbauverhältnis der verschiedenen Feldfrüchte sein, die sich hier abzeichnen. Dabei dürfte die Einführung des Hackfrucht- und Futterbaues nur von verhältnismäßig geringem Einfluß sein, da dieser ja im wesentlichen an Stelle der Brache getreten ist, ohne die Getreidefläche einzuengen; aber es mögen vielleicht Hafer, Gerste und Weizen erst sekundär wieder den Anteil des Roggens verkleinert haben. Es mag auch sein, daß Dezimierungen der Bevölkerung, wie sie der Dreißigjährige Krieg mit sich brachte, im Verlauf der Pollenkurven zum Ausdruck kommen.

Tabelle 1.

	Gillenfeld	Strohn
Weizen, Winterfrucht . .	2,5	3,2
Weizen, Sommerfrucht .	0,5	—
Spelz, Winterfrucht . . .	11,5	—
Spelz, Sommerfrucht . .	9,8	—
Roggen, Winterfrucht . .	—	27,4
Roggen, Sommerfrucht .	0,2	2,7
Gerste, Winterfrucht . .	—	—
Gerste, Sommerfrucht .	4,2	1,1
Hafer	20,8	27,4
Menggetreide	—	—
Hackfrüchte	27,1	29,1
Klee und Luzerne . . .	18,8	8,9

Nach der mir vorliegenden Bodenbenutzungserhebung für 1927 gestaltete sich das Anbauverhältnis der Feldfrüchte in Prozenten des Ackerlandes für die Landgemeinden Gillenfeld und Strohn folgendermaßen (Tabelle 1).

Das Strohner Märchen liegt in einem nach Norden vorgeschobenen schmalen Zipfel der Gemeinde Strohn, steht aber hinsichtlich des Pollenflugs mindestens ebensosehr unter dem Einfluß der umschließenden Gillenfelder Feldflur. Es ist sehr auffallend, wie stark sich die beiden Nachbargemeinden im Anbau 1927 unterscheiden: Gillenfeld mit verschwindend wenig Roggen und fast 25% Weizen einschließlich Spelz steht Strohn mit dem genau umgekehrten Verhältnis gegenüber. — Verschiebungen solcher Anbauverhältnisse im Laufe längerer und kürzerer Zeiten mögen sehr wohl die oft sprunghaften Ausschläge der Getreidekurve erklären können. Die nähere Analyse aber der mit der Getreidekurve verknüpften Erscheinungen und der hier etwa waltenden

Gesetzmäßigkeiten muß Untersuchungen vorbehalten bleiben, denen zur Auswertung ein umfangreicheres Vergleichsmaterial aus dem weiteren Gebiet zur Verfügung steht.

Das Dürre Maar.

Am Dürren Maar, an dem auch heute weniger Getreide gebaut wird als am Strohner Märchen, wird der erste Ackerlandnachweis in der Zone X erbracht. Die Getreidekurve reicht von hier ab geschlossen, aber Werte von 2% nicht übersteigend, bis an das Ende der Zone XIa, womit eine erste Ackerbauperiode abgeschlossen ist. Trotz Auszählung auf 1000 BP in den nachfolgenden 70 cm der Torfschicht wurden keine Getreidepollen mehr gefunden. Erst in der Mitte der Zone XIb setzt die Getreidekurve wieder ein und reicht bis zur Gegenwart, behält aber im Gegensatz zum Strohner Märchen dauernd geringe Werte. Wesentliche Veränderungen der Waldzusammensetzung und Bewaldungsdichte ergeben sich dabei erst für den jüngsten Abschnitt XId.

Zeitbestimmungen zur Wald-, Moor- und Siedlungsgeschichte.

Die Datierungen der Waldperioden wird durch deren Einordnung in die Zonengliederung NWD erleichtert; nähere Anhaltspunkte bieten die Zeitbestimmungen, die PERSCH für einige wohlcharakterisierte Diagrammhorizonte im Hohen Venn gewinnen konnte.

Die Grundlage für diese Zeitbestimmungen durch PERSCH gab der Umstand, daß der gesamte ombrogene *Sph.*-Torf einen nur wenig schwankenden Humifizierungsgrad aufweist, so daß auf eine im großen und ganzen ziemlich gleichmäßige Wachstumsgeschwindigkeit des Torfes geschlossen werden konnte. Unter der Annahme, daß das erste *Corylus*-Maximum (C I), entsprechend seiner sonstigen Datierung in Mitteleuropa, auf etwa 6500 v. Chr. fällt, ergab sich ein Torfzuwachs von 50 cm im Jahrtausend. Ganz den gleichen Betrag erhielt PERSCH auch, wenn er für den Schnittpunkt der aufsteigenden Buchenkurve mit der abfallenden EMW- und Haselkurve den Beginn der Nachwärmezeit (800—600 v. Chr.) annahm. In der Rhön (OVERBECK 1928) fällt dieser Schnittpunkt so regelmäßig mit dem Grenzhorizont zusammen, daß eine zeitlich entsprechende Lage auch für die Eifel zutreffen dürfte. — So ergaben sich für das Venn folgende Zuordnungen:

1. Erstes *Corylus*maximum (C I) der Haselzeit . . . . . etwa 6500 v. Chr.
2. Erstes Auftreten von *Fagus*-Pollen . . . . . etwa 2700 v. Chr.
3. Beginn der geschlossenen *Fagus*kurve (bei Zählung von 200 BP) . . . . . etwa 2000 v. Chr.
4. *Fagus*kurve erreicht 5% . . . . . etwa 1700 v. Chr.

5. Letztes starkes *Corylus*maximum der Wärmezeit (C IV = 98%) . . . . . etwa 1300 v. Chr.
6. Die aufsteigende *Fagus*kurve überschneidet endgültig die abfallende EMW- und *Corylus*kurve . . . . . etwa 600 v. Chr.
7. *Fagus*maximum I . . . . . etwa Christi Geburt
8. Erster vereinzelter Getreidepollen . . . . . etwa 100 n. Chr.
9. *Fagus*maximum II . . . . . etwa 700 n. Chr.
10. Beginn der geschlossenen Getreidekurve . . . . . etwa 1000 n. Chr.
11. *Fagus*maximum III . . . . . etwa 1200 n. Chr.
12. *Fagus*maximum IV . . . . . etwa 1600 n. Chr.
Ende der geschlossenen Getreidekurve.

Die ungefähre Richtigkeit dieser unabhängig von anderorts gewonnenen Ergebnissen aufgestellten Zeitbestimmungen erhält in den wesentlichsten Punkten dadurch einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, daß sie sich recht gut in die Vorstellungen vom zeitlichen Ablauf der allgemeinen Vegetationsgeschichte Mitteleuropas einfügen lassen. — In diesem Zusammenhang ist wichtig, daß kürzlich durch Pfaffenberg (1947) im nordwestdeutschen Flachland im Gebiet des Dümmer der Beginn der Buchenkurve auf etwa 2000 v. Chr. datiert werden konnte, und zwar durch die Lage dieses Horizonts inmitten einer Kulturschicht, die nach Reinerth den Zeitraum von 2400 bis 1800 v. Chr. umfaßt. Die Datierung der empirischen Buchengrenze im Hohen Venn steht damit in guter Übereinstimmung, und daß einzelne Buchenpollen schon um Jahrhunderte früher auftreten, ist hier nicht anders zu erwarten. — Ferner stimmt die Zeitskala von Persch auch mit siedlungsgeschichtlich bekannten Daten der Eifel überein. In dieser Beziehung ist vor allem bemerkenswert, daß die Ortsnamenforschung die Gründung der Siedlungen für die höheren Lagen des Venngebietes in der großen karolingischen Rodungsperiode nachweist. Urkundlich gibt das „Prünner Urbar" vom Jahre 893 das älteste Zeugnis von diesem Rodungsvorgang, und in der Tat fällt nach der Perschschen Zeitskala mit dem Jahre 1000 etwa der Beginn der geschlossenen Getreidekurve zusammen.

Für eine Reihe charakteristischer Diagrammzonen werden wir, ohne allzu große Fehler zu begehen, die Zeitbestimmungen vom Hohen Venn für unser Gebiet um Gillenfeld übernehmen dürfen. Es sind dies vor allem das erste *Corylus*maximum (gegen 6500 v. Chr.), das Auftreten der Buche (zwischen 3000 und 2000 v. Chr.) und das erste *Fagus*maximum (Christi Geburt).

Zur zeitlichen Erfassung weiterer auffallender Diagrammpunkte sei eine Berechnung zur Bestimmung des jährlichen Torfzuwachses durchgeführt. Da die untersuchten Moore, im Gegensatz zum Hohen Venn, aus verschiedenen Torfarten aufgebaut sind und außerdem der *Sph.*-Torf keine gleichmäßige Zersetzung aufweist, wird bei der Berechnung von den oben genannten ziemlich sicheren Datierungen ausgegangen. Das Strohner Märchen, F_1 = Christi Geburt bei 285 cm Tiefe, ist unter Abrechnung der Wasserschichten von insgesamt 63 cm

und bei Annahme der Jetztzeit als obere Markierung in 100 Jahren 11 cm gewachsen[1]. Es ergeben sich für Profil II und III folgende Zuordnungen:

1. Schnittpunkt *Fagus-Corylus* bei 340 cm Tiefe (von F_1 55 cm entfernt) . . . . . etwa 500 v. Chr.
2. *Fagus*maximum I. bei 285 cm Tiefe . . . . . etwa Christi Geburt
3. *Carpinus*gipfel bei 244 cm Tiefe (von F_1 41 cm entfernt) etwa 400 n. Chr.
4. *Fagus*maximum II. bei 235 cm Tiefe (von F_1 50 cm entfernt) etwa 500 n. Chr.
5. Erster auffallender Getreidepollenanstieg bei 220 cm Tiefe (von F_1 65 cm entfernt) . . . . . etwa 600 n. Chr.
6. Erneuter Anstieg der Getreidekurve bei 130 cm Tiefe (bei Abzug der Wasserschichten von F_1 130 cm entfernt) . . etwa 1200 n. Chr.

1200 n. Chr. liegt nach den Berechnungen bei Profil a bei 92 cm Tiefe. In der gleichen Tiefe ist *Fagus* in etwas vorgerückter Stellung (= F_3 um 1200 n. Chr. bei PERSCH).

Gegen die Berechnungsart der vorgenannten absoluten Datierungen wären nun sicherlich gewisse Bedenken vorzubringen; die Zeitbestimmungen ergeben aber zusammen mit den übrigen Befunden ein so sinnvolles Gesamtbild, daß wir sie doch angeführt haben, wobei die Jahreszahlen im übrigen nur als ganz ungefähr gelten sollen.

Bezüglich der Ackerbauzeiten wäre abschließend folgendes zu sagen: Der erste pollenanalytisch nachweisbare Getreidebau gehört am Strohner Märchen der 2. Hälfte der Jungsteinzeit an, wobei der erste Getreidepollengipfel von 13% vielleicht bis in die frühe Bronzezeit hineinreicht. Für die Kulturkreise der Jungsteinzeit, die der Bandkeramiker, der Michelsberger Kultur und der Becherkultur, kennt man als Verbreitungsgebiet die Kölner Bucht und das Neuwieder Becken. Darüber hinaus beweisen Einzelfunde auch für westlichere Gebiete (so z. B. Gering bei Mayen) eine Ackerbaukultur. Auch während der Urnenfeldkultur besiedeln Ackerbauern das Land. Danach weicht allerdings der Getreidepollenanteil im Diagramm wesentlich zurück. Diese Erscheinung ist aber wahrscheinlich rein örtlich zu werten, denn am Dürren Maar wird in gleicher Zeit, das ist am Schnittpunkt *Fagus-Corylus*, der erste Ackerbaunachweis erbracht. Für diesen *Fagus*-EMW-*Corylus*-Schnittpunkt wurde, wie schon gesagt, die Zeit um 500 v. Chr. als wahrscheinlich angenommen. Und da ist nun von Bedeutung, daß nach vorgeschichtlichen Funden während der Hunsrück-Eifelkultur I, früher auch „Mehrener Kultur" genannt, um 600 bis 400 v. Chr. tatsächlich eine umfangreiche Besiedlung einsetzt. Es ist ein naheliegender

[1] Dieser Zuwachsbetrag im Jahrhundert hat ungefähr die gleiche Größe, wie sie schon von C. A. WEBER (1926) für den jüngeren *Sph.*-Torf Nordwestdeutschlands berechnet wurde, ist aber mehr als doppelt so groß als im Hohen Venn (5 cm nach PERSCH). Der Unterschied ist durchaus verständlich, da das betreffende Venn-Profil von dem gut entwässerten Aufschluß einer Torfgrube stammt und ferner der Humifizierungsgrad des Venn-Torfes ein viel höherer ist als im Strohner Märchen. Nach den Humifizierungsdiagrammen im Venn handelt es sich um etwa $k = 1{,}0$ im Mittel, bei dem unentwässerten jüngeren *Sphagnum*-Torf von Strohn dagegen um etwa $k = 0{,}3$ im Mittel (s. S. 491 f).

Gedanke, daß der Beginn des Ackerbaues am Dürren Maar eben im Zuge dieser verdichteten Besiedlung erfolgt ist. Die Getreidekurve ist kontinuierlich bis ins Mittelalter zu verfolgen, um dann zu nichtbestimmter Zeit eine längere Unterbrechung zu erfahren. — Am Strohner Märchen zeigt sich ein Anstieg der Getreidekurve auf 2% nach ihrem vorgeschichtlichen Maximum erst wieder bei F_1, d. h. zur Römerzeit.

55 v. Chr. ging Cäsar auf das linke Rheinufer und schuf zur Sicherung seiner Macht die großen Heerstraßen, die durch Nebenstraßen miteinander verbunden waren. Nach der Niederwerfung des Aufstandes der Bataver 70 n. Chr. entstanden in den entlegensten Gegenden Villen und Heerstraßen (Dronke). Die Heerstraßen Wengerohr-Hontheim-Drosch-Kaisersesch-Bitburg, Rüdesheim-Blankenheim und Mayen-Kelberg-Hillesheim schließen das Untersuchungsgebiet ein. Auch bei Mehren und Daun wurden Reste einer alten Römerstraße gefunden. Die reichen Funde bei Mehren, Weinfeld, Steineberger Ley, Wartesberg, Strotzbüsch und in beiderseitiger Verlängerung der Linie lassen eine Heerstraße zwischen Maas und Mosel vermuten. Aus der Umgebung von Gillenfeld gibt es umfangreiche Beweise für die römischen Ansiedlungen. So wurden am Fuße des Römerbergs, in der Flur „auf'm Keller", römische Villen festgestellt. Römische Gräber fanden sich auch in der Nähe des Gillenfelder Maars, und in der Nähe des Gillenfelder Bahnhofs wurden römische Gräber des ersten Jahrhunderts entdeckt. Nach Meitzen war das Land nicht weniger besiedelt als heute. Es sind zwar nach den Diagrammen von Strohn in Verbindung mit dem als Römerzeit aufgefaßten Abschnitt gewisse Anzeichen zunehmender Entwaldung zu erkennen (abnehmende Dichte der BP, Zunahme der NBP; im gleichen Sinne können auch Vorstöße der Hasel und Birke gewertet werden). Sie sind aber bei weitem nicht so ausgeprägt wie die Merkmale der Rodung und Umgestaltung des Waldbildes bald nach F_2 (etwa = 500 n. Chr.). Letztere beginnen mit der bekannten karolingischen Rodungsperiode, die auch für unser Gebiet vor allem durch die Ortsnamenforschung belegt ist, deren Auswirkungen sich aber pollenanalytisch je nach Lokalität in bemerkenswert verschiedenem Maße abzeichnen, wie der Vergleich zwischen Strohner und Dürrem Maar ergibt.

Bestimmung der Humifizierung.

Um genauere Kenntnisse über die Humifizierungsverhältnisse zu erhalten wurden an einigen pollenanalytisch untersuchten Profilen des Strohner Märchens kolorimetrische Untersuchungen durchgeführt. Die von Overbeck und Schneider (1940) sowie von Overbeck (1947) angewandte Methodik, die auf der Dunkelfärbung der Humusstoffe in alkalischen Extrakten beruht, diente als Arbeitsvorschrift.

Vom Strohner Märchen wurde das auch pollenanalytisch untersuchte Profil II/III kolorimetriert (Abb. 14). Im allgemeinen schwankt die Kurve des Extinktionskoeffizienten *k* gleichsinnig mit dem Wechsel der *H*-Werte der Faustmethode nach von Post hin und her. Daß aber oft der Wert für *k* auch anders ausfällt, als es die grobe Einstufung der Torfzersetzung nach v. Post zunächst vermuten läßt, stimmt mit den Erfahrungen von Overbeck und Schneider überein. — Wichtig sind unsere Befunde hinsichtlich des *Sph.*-Torfs (von 588 cm aufwärts). Es zeigt sich nämlich, daß der *Sph.*-Torf trotz aller Sprunghaftigkeit der Kurven in seinem unteren Teil insgesamt weit höher humifiziert ist als im oberen, wobei sich die *k*-Werte zwischen beiden in ganz ähnlichem Ausmaß unterscheiden, wie die des älteren und jüngeren *Sph.*-Torfes im nordwestdeutschen Flachland. — Zieht man nun die nach unseren pollenanalytischen Untersuchungen und Torfzuwachsberechnungen ermittelte Grenze zwischen Wärme- und Nachwärmezeit (500 v. Chr.), so fällt mit dieser ungefähr zusammen ein sehr ausgeprägter Zersetzungskontakt, der in der Tat dem Grenzhorizont entsprechen muß. (Man kann hierin auch eine gewisse Stütze für die Richtigkeit unserer Zeitbestimmungen sehen.)

In dem Randprofil e (Abb. 15) vom Strohner Märchen tritt ebenfalls der Zersetzungsunterschied zwischen älterem und jüngerem *Sph.*-Torf in Erscheinung. Freilich liegen hier entsprechend dem langsamer erfolgten Zuwachs des Torfes die *k*-Werte durchweg höher als bei den zentralen Profilen II und III. Wegen des zur Zeit der Bohrung großen Wasserreichtums namentlich der oberen Schichten und des damit verbundenen häufigen Probenausfalls ist auch die Konnektierung des Zersetzungskontaktes vielleicht nicht genau genug, als daß man aus seiner etwas abweichenden Lage (mitten in Zone X anstatt Ende von X) schließen müßte, es handle sich nicht um den Grenzhorizont.

Mit der Scheidung in den stärker humifizierten älteren und den sehr schwach humifizierten jüngeren *Sph.*-Torf liegen in unserem Gebiet ganz andere Verhältnisse vor als auf dem viel niederschlagsreicheren Hohen Venn, wo Persch von Beginn der mittleren Wärmezeit bis zur Gegenwart eine ziemlich gleichbleibende Humifizierung und keinen Grenzhorizont feststellen konnte.

Weil es zu gewagt erscheint, weitere Folgerungen aus der Humifizierungskurve zu ziehen, ohne daß man an einer Torfstichwand etwa bestehende Gesetzmäßigkeiten über eine größere Strecke prüfen kann, sei das Folgende nur unter allem Vorbehalt gesagt:

Ein sehr auffallender Zersetzungskontakt besteht im Profil II/III, Abb. 14, bei 420 cm Tiefe; es ist dies fast der gleiche Horizont (428 cm), in dem sich das letzte wärmezeitliche hohe *Corylus*maximum C IV findet, für das nach Persch die Zeitbestimmung von 1300 v. Chr. in

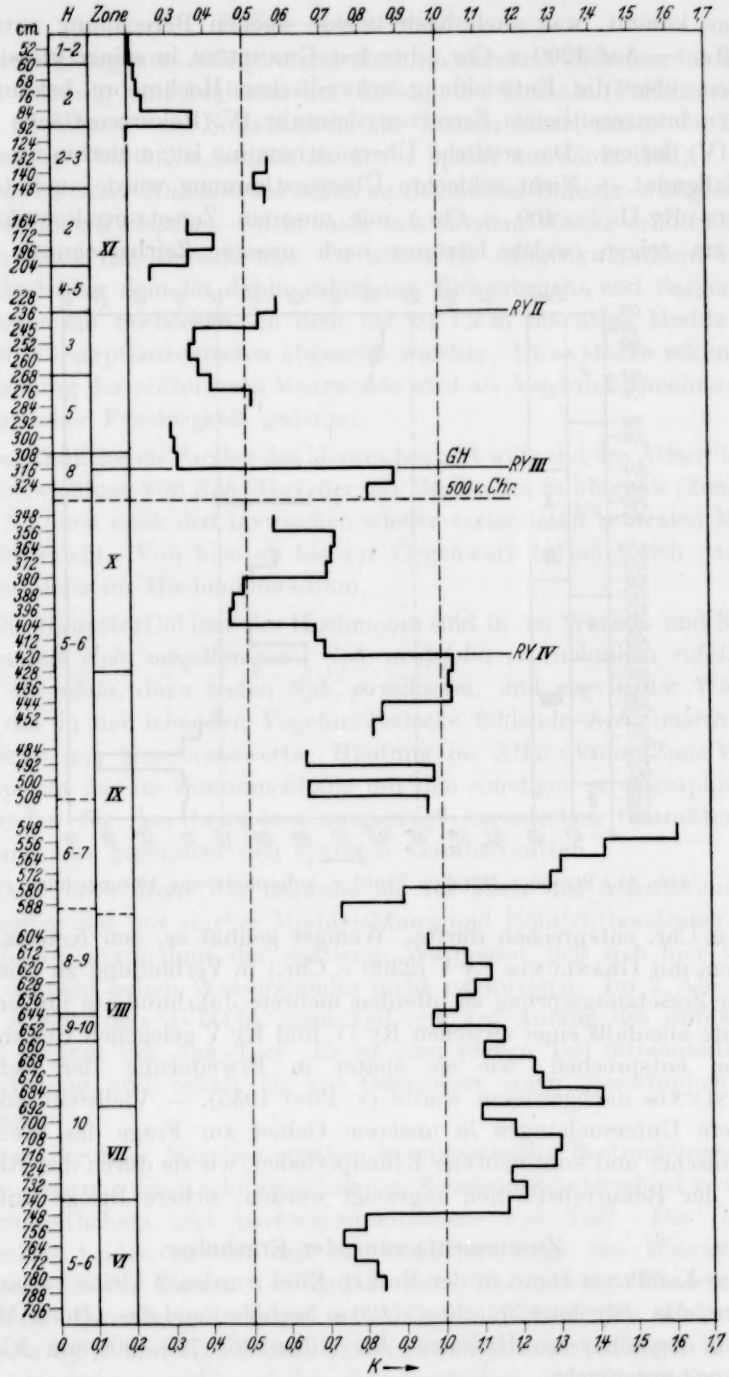


Abb. 14. Strohner Märchen, Profil II/III, kolorimetrische Untersuchung.

Frage kommt, was auch nach unsrer eigenen Berechnung zutreffen dürfte. — Auf 1200 v. Chr. aber hat GRANLUND in seiner klassischen Arbeit über die Entwicklung schwedischer Hochmoore bekanntlich seinen bronzezeitlichen Zersetzungskontakt IV (Rekurrenzfläche IV = Ry IV) datiert. Die zeitliche Übereinstimmung ist immerhin eine sehr auffallende! — Nicht schlechte Übereinstimmung würde auch GRANLUNDs Ry II (= 400 n. Chr.) mit unserem Zersetzungskontakt bei 228 cm zeigen, welch letzterer nach unserer Zeitberechnung etwa

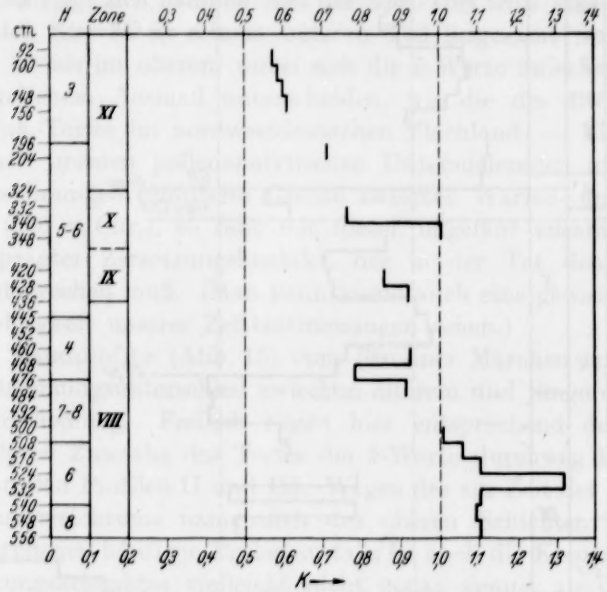


Abb. 15. Strohner Märchen Profil e, kolorimetrische Untersuchung.

500 n. Chr. entsprechen dürfte. Weniger gelingt es, den Kontakt bei 548 cm mit GRANLUNDs Ry V (2300 v. Chr.) in Verbindung zu bringen; unser Zersetzungssprung ist offenbar mehrere Jahrhunderte jünger. Er könnte allenfalls einer zwischen Ry IV und Ry V gelegenen Rekurrenzfläche entsprechen, wie sie später in Erweiterung der Befunde GRANLUNDs nachgewiesen wurde (v. POST 1935). — Vielleicht können weitere Untersuchungen in unserem Gebiet zur Frage des Wechsels ozeanischer und kontinentaler Klimaperioden, wie sie durch den Rhythmus der Rekurrenzflächen angezeigt werden, sichere Belege bringen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Im Landkreis Daun in der Vulkan-Eifel wurden 2 kleine verlandete Maare, das „Strohner Märchen" (420 m Seehöhe) und das „Dürre Maar" (466 m Seehöhe) am Holzmaar bei Gillenfeld (700—800 mm Niederschläge) untersucht.

1. Zur Moorentwicklung.

Die organogenen Ablagerungen sind am Strohner Märchen bis etwa 8,5 m mächtig und beginnen am Anfang des Boreals (Pollenzone VI nach OVERBECK und SCHNEIDER); am Dürren Maar, mit einer Torfmächtigkeit bis 9,2 m, setzen sie etwas später ein (Zone VII).

Das Strohner Märchen war schon zu Beginn des Boreals — abgesehen von seichten Tümpeln — nicht mehr mit offenem Wasser erfüllt. Aber gegen Ende des Boreals und vor allem im Atlantikum (Zone VIII) entstand über dem bis dahin gebildeten Birkenbruch- und Seggentorf sekundär ein Seebecken, in dem bis zu 1,2 m mächtige Mudde mit vielen Wasserpflanzenresten abgesetzt wurden. Diese starke sekundäre Vernässung der abflußlosen Maarmulde wird als Ausdruck zunehmender klimatischer Feuchtigkeit gedeutet.

In randlicheren Partien des Moores beginnt während des Atlantikums die Entwicklung von *Sph.*-Torf, der mit Beginn des Subboreals (Zone IX und X) denn auch den inzwischen wieder verlandeten zentralen Moorteil überzieht. Von hier ab bis zur Gegenwart befindet sich das gesamte Moor im Hochmoorstadium.

Die Haupttorfbildner des Hochmoors sind in der Wärme- und Nachwärmezeit *Sph. magellanicum*, *Sph. acutifolia* (vornehmlich *rubellum*), *Sph. cuspidata*, dazu treten *Sph. papillosum*, und *nur* in der Wärmezeit das in der lebenden Vegetationsdecke fehlende *Sph. imbricatum*, letzteres mit bemerkenswerter Häufung im Atlantikum (Zone VIII). Es spricht das im Zusammenhang mit den sonstigen stratigraphischen Befunden für den besonders ausgeprägt ozeanischen Charakter des Atlantikums gegenüber den späteren Zeitabschnitten.

Das Dürre Maar war teilweise bis zur Mitte des Atlantikums ein eutropher See mit starker Muddebildung und Röhrichtbeständen. Die Niederschlagszunahme der mittleren Wärmezeit ließ sich hier wegen des ohnehin hohen Wasserstandes nicht nachweisen. Im 2. Abschnitt des Atlantikums (VIIIb), zum Teil erst am Anfang des Subboreals (IX) beginnt der *Sph.*-Torf. Er ist zum großen Teil infraaquatischer Entstehung und behält bis zur Gegenwart einen mesotrophen Einschlag.

Am Strohner Märchen ergaben kolorimetrische Bestimmungen der Humifizierung einen sehr ausgeprägten Zersetzungsunterschied zwischen wärmezeitlichem und nachwärmezeitlichem *Sph.*-Torf. Die Grenze zwischen beiden stimmt mit der zeitlichen Lage des WEBERschen Grenzhorizonts überein (= Ry III nach GRANLUND). Weitere auffallende Zersetzungskontakte entsprechen zeitlich den Rekurrenzflächen Ry II und Ry IV nach GRANLUND, konnten aber wegen Mangels an Aufschlüssen nicht auf ihre Regelmäßigkeit geprüft werden.

2. Zur Waldgeschichte.

Die Pollendiagramme wurden nach der Zoneneinteilung von OVERBECK und SCHNEIDER (1938) gegliedert. Der älteste angetroffene Zeitabschnitt ist eine Kiefernzeit mit reichlichen Werten von *Betula* (bis zu 32%) und *Corylus* (bis 22%) und spärlichen Pollen von *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*. (Zone VI = erster Teil des Boreals bzw. der frühen Wärmezeit.) — Für die Haselzeit (Zone VII = zweiter Teil des Boreals bzw. der frühen Wärmezeit) sind das außerordentlich hohe *Corylus*-maximum (C I) mit 420% hervorzuheben; auch die späteren, die Hasel-EMW-Zeit begleitenden *Corylus*maxima (C II = 189%, C IIIa = 165%, C III = 182%, C IV = 160%) liegen ganz ungewöhnlich hoch, wobei das letzte an die Wende von Zone IX zu X mitten in die späte Wärmezeit (Subboreal) fällt. — In der Linden-Ulmenphase (VIII, Atlantikum = Mittlere Wärmezeit) der Hasel-EMW-Zeit dominiert zunächst (VIIIa) *Ulmus* (bis 40%) über *Tilia*, später kehrt sich das Verhältnis um (VIIIb, *Tilia* bis 32%). — *Fagus*, zuerst mit Beginn der Zone VIIIb erscheinend, beginnt den Kurvenanstieg mit Zone IX, überschneidet aber erst endgültig die abfallende EMW- und *Corylus*-kurve mit Einsetzen der Zone XI (Subatlantikum = Nachwärmezeit). Wo, wie am Dürren Maar, verhältnismäßig geringe menschliche Eingriffe in die Waldzusammensetzung vorliegen, hat die Buche während des längsten Teils der Nachwärmezeit Werte zwischen 70 und 80% inne. — Im übrigen ergab sich eine Untergliederung der Buchenzeit (XI) in Verknüpfung mit nachgewiesenen Rodungs- und Siedlungsperioden.

An wichtigen Datierungen konnten wahrscheinlich gemacht werden: Erstes Auftreten von *Fagus*-Pollen etwa 2700 v. Chr. — Beginn der Buchenzeit etwa 500 v. Chr. — Erstes *Fagus*maximum (F_1) etwa Christi Geburt. — *Carpinus*maximum 400 n. Chr. — Zweites *Fagus*maximum (F_2) etwa 500 n. Chr.

3. Zur Siedlungsgeschichte.

Der erste Nachweis des Ackerbaues erfolgte am Strohner Märchen für das späte Neolithikum, wobei der erste Gipfel der Getreidekurve von 13% vielleicht noch bis in die frühe Bronzezeit hinübergreift. Danach tritt der Getreidepollenanteil wesentlich zurück und erreicht erst wieder bei F_1, d. h. zur Römerzeit, Werte bis zu 2%. — Am Dürren Maar ließ sich der erste Siedlungsnachweis beim *Corylus-Fagus*-Schnittpunkt erbringen, für den die Zeit um 500 n. Chr. als wahrscheinlich angenommen wurde. Nach vorgeschichtlichen Funden setzt während dieser Hunsrück-Eifelkultur I eine weitgehende Besiedlung ein, und es ist anzunehmen, daß der Beginn des Ackerbaues am Dürren Maar in den Rahmen dieser umfangreichen Besiedlung fällt. — Starke Ro-

dungen und Umgestaltungen des Waldbildes, und zwar namentlich nach den Diagrammen des Strohner Märchens, sind aber erst nach F_2 etwa 500 n. Chr. zu verzeichnen, die somit in den Rahmen der bekannten großen karolingischen Rodungsperiode fallen.

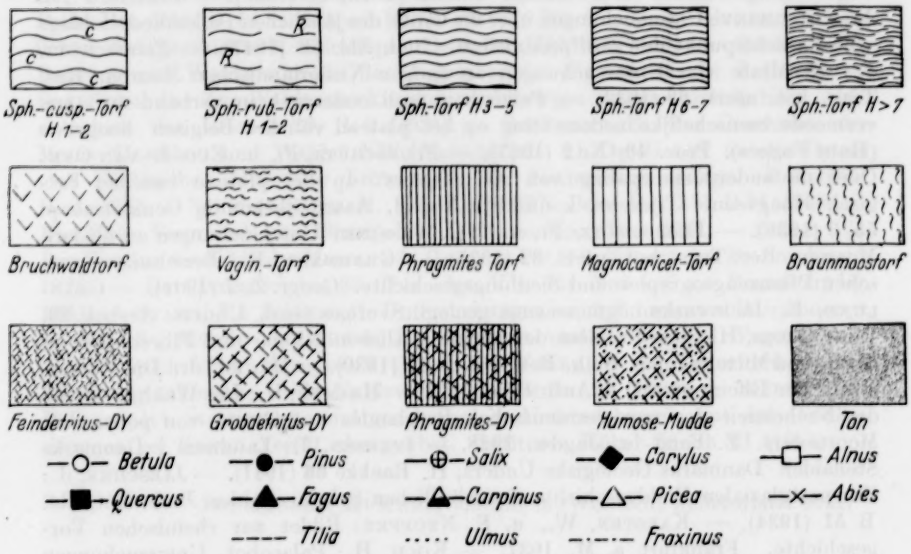


Abb. 16. Erklärung der in den Abbildungen verwendeten Zeichen.

Literatur.

Aario, L.: Über die Wald- und Klimaentwicklung an der Lappländischen Eismeerküste in Petsamo. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo **19**, Nr 01 (1943). — Bergeat, A.: Die Vulkane, herausgeg. von K. Sapper. Breslau: Hirt 1925. — Borngässer, E.: Das „Große Moor" bei Deimern, ein Hochmoor in der Lüneburger Heide. Beih. Bot. Zbl. B **61** (1941). — Brinkmann, P.: Zur Geschichte der Moore, Marschen und Wälder Nordwestdeutschlands. III. Das Gebiet der Jade. Bot. Jb. **66** (1934). — Broche, W.: Die Moore des südlichen Schwarzwaldes. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. **29** (1929). — Büttler, W.: Die Bandkeramik in ihrem nordwestlichen Verbreitungsgebiet. 19. Ber. der röm.-germ. Kommission. Frankfurt a. M. 1930. — Dronke: Die Eifel. Köln 1899. — Ellenberg, H.: Über die bäuerliche Wohn- und Siedlungsweise in ihrer Beziehung zur Landschaft insb. zur Pflanzendecke. Mitt. flor. soz. Arbeitsgem. Nieders. **3** (1937). — Erdtman, G.: Vestiges de l' histoire quarteraire récente des forêts belges. Bull. Acad. Roy, Belg. Cl. Sc., V. s. **13** (1927). — The boreal hazel forests and the theory of pollenstatistics. J. Ecology **19** (1931). — An introduction to pollen analysis. Waltham, Mass. USA. published by the Chronica Botanica company 1943. — Faegri, K.: Quartärgeologische Untersuchungen im westl. Norwegen. Bergens Museums Årbok, nat. r. **7** (1939/40). — Firbas, F.: Über die Bestimmung der Walddichte und der Vegetation waldloser Gebiete mit Hilfe der Pollenanalyse. Planta (Berl.) **22**, H. 1 (1934). — Zur spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte der Rheinpfalz. Beih. Bot. Zbl. B **52** (1934). — Der pollenanalytische Nachweis des Getreidebaues. Z. Bot. **31**

(1937). — Vegetationsentwicklung und Klimawandel in der mitteleuropäischen Spät- und Nacheiszeit. Naturw. **27** (1939). — FIRBAS, F., G. GRÜNIG, M. J. MÜLLER, J. W. WEISCHEDEL u. G. WORZEL: Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen in den Vogesen. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, math.-physik. Kl. **1946**. — FIRBAS, F., H. LOSERT u. FR. BROIHAN: Untersuchungen zur jüngeren Vegetationsgeschichte im Oberharz. Planta (Berl.) **30** (1939). — FIRBAS, F., u. H. SAGROMSKY: Untersuchungen über die Größe des jährlichen Pollenniederschlags vom Gesichtspunkt der Stoffproduktion. Biol. Zbl. **66** (1947). — FLORSCHÜTZ, F.: Resultate von Untersuchungen an einigen Niederländischen Mooren. Rec. Trav. bot. néerl. **29** (1932). — Palaeobotanisch onderzoek in verband met een vermoede menschelijke nederzetting op het plateau van het Belgisch hoogveen (Haut Fagnes). Proc. **40**, Nr 2 (1937). — FLORSCHÜTZ, F., u. EUG. L. VAN OYE: Over de ouderdomsbepaling van de „Vijvers" op het plateau van het Belgisch Hoogveen. Tijdschr. koninklijk Nederl. Aaardrijkskundig Gemootschap. **55**, 3 (1938). — FLORSCHÜTZ, F., u. E. G. WASSINK: Untersuchungen an niederl. Mooren. Rec. Trav. bot. néerl. **32** (1935). — GRADMANN, R.: Beziehungen zwischen Pflanzengeographie und Siedlungsgeschichte. Geogr. Z. **7** (1901). — GRANLUND, E.: De svenska högmossarnas geologi. Sveriges Geol. Unders. Arsbok **26**, 1. — GROSS, H.: Das Problem der nacheiszeitlichen Klima- und Florenentw. in Nord- und Mitteleuropa. Beih. Bot. Zbl. B **47** (1930). — HAGEN, J.: Die Römerstraße der Rheinprovinz, 2. Aufl. Bonn 1931. — HESMER, H.: Die Waldgeschichte der Nacheiszeit des nordwestdeutschen Berglandes auf Grund von pollenanal. Moorunters. Z. Forst- u. Jagdw. **1928**. — IVERSEN, J.: Landnam i Danmarks Stenalder. Danmarks Geologiske Unders. II. Raekke **66** (1941). — JAESCHKE, J.: Zur postglazialen Waldgeschichte des nördlichen Schwarzwaldes. Beih. Bot. Zbl. B **51** (1934). — KARSTEN, W., u. E. NEUFFER: Bilder zur rheinischen Vorgeschichte. Frankfurt a. M. 1937. — KOCH, H.: Palaeobot. Untersuchungen einiger Moore des Münsterlandes Beih. Bot. Zbl. **46 II** (1930). — Mooruntersuchungen im Emsland und im Hümmling. Int. Rev. ges. Hydrobiol u. Hydrogr. **31** (1934). — KOERNICKE, M., u. F. ROTH: Eifel und Venn. Eine pflanzengeogr. Skizze. KARSTEN-SCHENCK, Veget.-Bilder 5. Reihe, H. 1/2. Jena 1907. — LÜDI, W.: Der Pollengehalt der Oberflächenproben am Katzensee bei Zürich. Ber. über das geobot. Forsch.-Inst. Rübel Zürich 1947. — MEITZEN, A.: Siedlung und Agrarwesen der West- und Ostgermanen. Berlin 1895. — MÜLLER, J.: Der pollenanal. Nachweis der menschlichen Besiedlung im Federsee- und Bodenseegebiet. Planta (Berl.) **35** (1947). — OBERDORFER, E.: Die postglaz. Klima- und Veget.-Gesch. des Schluchsees (Schwarzw.). Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. **1931**, 31. — OVERBECK, F.: Studien zur postglazialen Waldgesch. der Rhön. Z. Bot. **20** (1928). — Studien zur Hochmoorentw. in Nieders. und Bestimmungen der Humifizierung bei stratigr.-pollenanal. Mooruntersuch. Planta (Berl.) **35** (1947). — OVERBECK, F., u. H. SCHMITZ: Zur Geschichte der Moore, Marschen und Wälder NW-Deutschlands, 1. Das Gebiet der Niederweser bis zur Ems. Mitt. der Prov.-Stelle für Naturdenkmalpflege Hannover, H. 3. 1931. — OVERBECK, F., u. S. SCHNEIDER: Mooruntersuchungen bei Lüneburg und bei Bremen und die Reliktnatur von *Betula nana* in NW-Deutschland. Z. Bot. **33** (1938). — Torfzersetzung und Grenzhorizont, ein Beitrag zur Frage der Hochmoorentwicklung in Niedersachsen. Angew. Bot. **22** (1940). — Botanisch-geologische Bemerkungen zu den Moorleichenfunden von Edewechterdamm in Oldenburg. Abh. Naturw. Ver. Bremen **32**, H. 1 Tackeheft (1942). — PERSCH, F.: Beitrag zur postglaz. Waldgeschichte des Hohen Venns. Decheniana, **102** (1949). — PFAFFENBERG, K.: Getreide- und Samenfunde aus der Kulturgeschichte des Steinzeitdorfes am Dümmer. 94.—98. Jber. der naturforsch. Ges. zu Hannover 1947. — POLIS: Die Niederschlagsverhältnisse der mittleren Rheinprovinz und der Nach-

bargebiete. Stuttgart 1899. — Post, L. v.: The prospect for pollen anal. in the study of the earth's climatic history. New Phyt. **45**, Nr 2 (1946). — van Raalte, M. H., u. E.C. Wassink: Resultate von Untersuchungen an einigen Niederl. Mooren. Rec. Trav. bot. néerl. **29** (1932). — Rempe, H.: Untersuchung über die Verbreitung des Blütenstaubes durch den Wind. Planta (Berl.) **27** (1938). — Rotschild, S.: Zur Geschichte der Moore und Wälder im Nordteil der Oberrhein. Tiefebene. Beih. Bot. Zbl. B **54** (1935). — Rudolph, K.: Die Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte Mitteleuropas. Beih. Bot. Zbl. B **47** (1931). — Schmitz, H.: Beiträge zur Waldgeschichte des Vogelsbergs. Planta. (Berl.) **7** (1929). — Schröder, D.: Zur Waldentwicklung im Schleswiger Jungmoränengebiet. Abh. naturhist. Ver. Bremen **29**, H. 3 (1935). — Schubert, E.: Zur Geschichte der Moore, Marschen und Wälder NW-Deutschlands, II. Das Gebiet an der Ostsee und Niederelbe. Mitt. der Prov.-Stelle für Naturdenkmalpflege. Hannover, H. 4. 1933. — Schwickerath, M.: Eifelfahrt 1937. Beih. Bot. Zbl. B **54** (1940). — Das Hohe Venn und seine Randgebiete. Pflanzensoz. Jena 1944. — Selle, W.: Das Werden des Eddesser Moors. 23. Jber. des Ver. für Naturw. zu Braunschweig. 1935. — Der Bullenteich. 23. Jber. des Ver. für Naturw. zu Braunschweig. 1935. — Stark, P.: Pollenanal. Untersuchungen an 2 Schwarzwaldhochmooren. Z. Bot. **16** (1924). — Steinberg, K.: Zur Spät- und Nacheiszeitl. Veget.-Gesch. des Untereichsfelds. Hercynia **3** (1944). — Weber, C. A.: Grenzhorizont und Klimaschwankungen. Abh. Naturwiss. Ver. Bremen **26** (1926). — Welten, M.: Pollenanalyt. stratigraph. und geochronolog. Untersuchungen aus dem Faulenseemoos bei Spiez. Veröff. des geobot. Institutes Rübel Zürich **21** (1944).

Dr. Margrit Hummel, Mannheim-Waldhof, Zellstoffstr. 46 A.

Planta, Bd. 37, S. 498—509 (1949).

Aus dem Staatsinstitut für allgemeine Botanik in Hamburg und dem Botanischen Institut der Universität Münster i. Westf.

SIEBENJÄHRIGE VERSUCHE ZUR ERTRAGSSTEIGERUNG VON MÖHREN DURCH SAMENBEHANDLUNG MIT WIRKSTOFFEN.

Von

HANS SÖDING, HEINRICH BÖMEKE und HILDEGARD FUNKE.

(Eingegangen am 26. März 1949.)

Einleitung.

Seit Kriegsbeginn hatten wir eine größere Anzahl von Versuchen mit verschiedenen Kulturpflanzen durchgeführt, die die Frage klären sollten, ob es möglich sei, durch Behandlung der Samen mit Wirkstoffen zu einer gesteigerten Ernte zu gelangen. Diese Frage stand damals bekanntlich, angeregt vor allem durch die Arbeiten AMLONGS, im Mittelpunkt des Interesses, das jetzt, nach Bekanntwerden mancher Mißerfolge, meist einer skeptischen Haltung gewichen ist. Auch wir erzielten vielfach wechselnde Ergebnisse. Immerhin wurden wir aber durch diese Versuche bald auf die Vermutung geführt, daß es hier notwendig sei, nicht mit Einzelwirkstoffen, sondern mit Wirkstoff-*kombinationen* zu arbeiten oder mit natürlichen Wirkstoffpräparaten, die zahlreiche Einzelwirkstoffe enthielten, wie z. B. Hefeauszüge. Weiter glaubten wir Anhaltspunkte über die Höhe der erforderlichen Konzentrationen zu erkennen. Als brauchbare Versuchspflanze stellte sich bald die Möhre *(Daucus Carota)* heraus. Im folgenden soll nun über derartige Versuche berichtet werden, die wir in den Sommern 1942—1948 im Botanischen Garten in Münster i. Westf. — nur im Sommer 1945 am Mikrobiologischen Institut in Göttingen — mit der Möhre durchgeführt haben.

Methodik.

Als Wirkstofflösungen wurden anfänglich Hefeauszüge, später Lösungen synthetischer Wirkstoffe benutzt. Wir ließen die Möhrensaat in diesen Lösungen etwa einen halben bis einen Tag lang stehen; die Kontrollen standen ebenso lange in Leitungswasser. Meist wurden je 2 g Möhrensaat in 50 cm^3 Lösung bzw. Wasser eingequollen.

Die Hefeauszüge wurden durch Kochen von 10 g Bäckerhefe in 100 cm^3 Leitungswasser erhalten. Nach 20 min. Kochen wurde auf das ursprüngliche Volumen aufgefüllt, nach dem Abkühlen filtriert und das Filtrat als 10% Hefeauszug verwendet.

Die Lösungen synthetischer Wirkstoffe enthielten zumeist als Grundbestandteile Heteroauxin (β-indolylessigsaures Kalium), Aneurin, Askorbinsäure und

Oestron, zu denen meist noch Coffein und Nikotinsäure traten. Die Chemikalien stellte uns die I.G. Farbenindustrie A.G., Werk Elberfeld in Wuppertal zur Verfügung. Die Substanzen wurden einzeln, entsprechend konzentriert, in Leitungswasser gelöst und die Lösungen zusammengegossen. Trotz Erwärmen löste sich jedoch das Oestron nicht ganz restlos auf.

Die gequollene Möhrensaat wurde durch Vermischen mit etwas trockener Erde streubar gemacht und in Mitscherlichgefäße in Komposterde ausgesät. Nach dem Vereinzeln befanden sich 5 Pflanzen in regelmäßiger Anordnung in jedem Gefäß, 1 in der Mitte, 4 in der Nähe des Randes.

Ergebnisse.

a) Jahr 1942. Sorte Duwicker, Samen von Firma Weigelt, Erfurt. Halbschattige Stelle im Botanischen Garten. Aussaat am 15. 5., Ernte am 5. 10. Jede Serie bestand aus 4 Mitscherlichgefäßen.

Es wurden 2 Behandlungsarten durchgeführt, indem die „Samen" teils bei Zimmertemperatur, teils im Kühlschrank bei + 7—8° C in Hefeauszügen verschiedener Konzentration 18 Stunden lang eingequollen wurden.

Tabelle 1. *Erntegewichte (Wurzelgewicht je Topf) in Gramm* $\left(M \pm \sqrt{\frac{\Sigma \Delta^2}{n(n-1)}}\right)$.

	Gewichte	Differenz
1. Samenbehandlung bei Zimmertemperatur.		
Kontrolle	73,3 ± 7,5	—
Hefe 10%	83,0 ± 4,8	9,7 ± 8,9
2. Samenbehandlung im Kühlschrank.		
Kontrolle	81,9 ± 1,5	—
Hefe 10%	93,8 ± 6,6	11,9 ± 6,8

Das Ergebnis läßt eine Förderung durch die 10% Hefeauszüge als möglich erscheinen. Schwächer konzentrierte Hefeauszüge (1 und 0,1%) waren weniger wirksam oder unwirksam. Eine Wirkung der Behandlung auf das Kraut war nicht zu erkennen.

b) Jahr 1943. Sorte Guerande, von Weigelt, Erfurt. Dieselbe Stelle wie 1942. Aussaat am 20. 4., Ernte am 30. 7. (Tabelle 2).

Jede Serie bestand aus 5 Mitscherlichgefäßen. Beizdauer 21 Stunden bei Zimmertemperatur.

Hier ist die Kontrolle wenigstens für das Wurzelgewicht wegen der starken Streuung offenbar schwierig zu bewerten. Der 10% und 20% Hefeauszug hat jedoch im Vergleich mit 5% Auszug eine deutliche Förderung hervorgerufen (Differenz Wurzelgewicht Hefe 10% gegen Hefe 5% : 29,4 ± 9,7). Auch für das Krautgewicht ist eine Förderung durch die höherprozentigen Hefeauszüge erkennbar.

Tabelle 2. *Erntegewichte je Topf in Gramm.*

	Wurzelgewicht	Differenz	Krautgewicht	Differenz
Kontrolle	142,0 ± 14,1	—	28,6 ± 0,7	—
Hefe 5%	139,0 ± 8,3	−3,0 ± 16,7	30,6 ± 1,8	2,0 ± 1,9
Hefe 10%	168,4 ± 5,0	26,4 ± 14,9	33,6 ± 3,1	5,0 ± 3,2
Hefe 20%	160,6 ± 11,9	18,6 ± 18,4	33,2 ± 0,8	4,6 ± 1,1

Tabelle 3. *Erntegewichte (Wurzelgewicht je Topf) in Gramm.*

	Gewicht	Differenz
Kontrolle	115,2 ± 11,3	—
Milch 1%	141,6 ± 3,9	26,4 ± 12,0
Milch 10%	130,0 ± 3,5	14,8 ± 11,8

Ein weiterer Versuch wurde mit verdünnter Milch als Beizflüssigkeit angesetzt (Tabelle 3).

Beizdauer 24 Stunden bei 8° C. Versuch vom 21. 4.—30. 7.

Das Ergebnis läßt eine Förderung des Wurzelgewichtes durch die Milchbehandlung als gut möglich erscheinen. Das Krautgewicht war durch die Milch jedoch ein wenig herabgesetzt (um 6 bzw. 1% bei 1 bzw. 10% Milch).

c) Jahr 1944. Sorte Guerande, Samen vom Vorjahr. Dieselbe Stelle wie 1942 und 1943. Aussaat am 14. 6., Ernte am 20. 10. (Tabelle 4).

Jede Serie umfaßte wieder 5 Mitscherlichgefäße.

Außer einem 10% Hefeauszug wurden auch Kombinationen synthetischer Wirkstoffe benutzt. Die Lösung ABCF enthielt im Liter

Heteroauxin . . . . . 20,0 mg
Aneurin . . . . . 0,2 mg
Askorbinsäure . . . . . 40,0 mg
Oestron . . . . . 0,2 mg.

Die Lösung Comb enthielt außer den genannten Substanzen der Lösung ABCF noch

Coffein . . . . . 0,1 mg/l
Nikotinsäure . . . . . 0,5 mg/l.

Die Lösungen ABCF und Comb wurden außerdem noch auf ein Viertel verdünnt angewendet.

Beize bei Zimmertemperatur (ebenso auch bei allen Versuchen der folgenden Jahre). Beizdauer 16 Std.

Aus äußeren Gründen konnte die Wägung der am 20. 10. geernteten Pflanzen erst nach 3 Tagen stattfinden; obwohl die Pflanzen feucht eingeschlagen gewesen waren, war das Laub inzwischen teilweise etwas gewelkt, so daß die Werte für das Laub keinen Anspruch auf Genauigkeit erheben können.

Betrachtet man erst das Wurzelgewicht, so bestätigt sich zunächst die Erfahrung der beiden vorhergehenden Jahre über die fördernde Wirkung eines 10% Hefeauszuges. Viel stärker fördert aber die Lösung ABCF und noch stärker Comb mit 36 bzw. 43% Ertragssteigerung.

Tabelle 4. *Erntegewichte je Topf in Gramm.*

	Wurzelgewicht	Differenz	Krautgewicht	Differenz
Kontrolle	62,3 ± 2,8	—	19,7	—
Hefe 10%	73,6 ± 9,2	11,3 ± 9,6	22,8	3,1
1/4 ABCF	74,3 ± 4,4	12,0 ± 5,2	23,4	3,7
ABCF	84,8 ± 5,6	22,5 ± 6,3	22,8	3,1
1/4 Comb	71,1 ± 7,6	8,8 ± 8,1	22,0	2,3
Comb	89,5 ± 4,1	27,2 ± 5,0	22,3	2,6

Selbst die auf ein Viertel verdünnten Lösungen fördern noch beachtlich. Auch im Krautgewicht sind bei allen Behandlungen Förderungen festzustellen. Sie sind aber viel geringer und bewegen sich zwischen 12 und 19%.

Im ganzen ist in diesem Versuch an dem Erfolg der Behandlung, wenigstens mit den stärkeren synthetischen Lösungen, kein Zweifel mehr möglich. Aber auch die Wirkung der Hefe ist, obwohl schwächer, doch mindestens sehr wahrscheinlich, da sie in drei aufeinanderfolgenden Jahren regelmäßig beobachtet wurde.

Eine Wiederholung der Milchbeize konnte erst am 24. 6. angesetzt werden und stand ebenfalls bis zum 20. 10. Beizdauer 22 Std (Kühlschrank, etwa 8°). Es möge genügen, die Erntewerte in Relativzahlen zusammenzustellen und die absoluten Werte nur für die Kontrolle mitzuteilen (Tabelle 5).

Erträge der Kontrolle: Wurzeln 94,2 g, Kraut 21,1 g je Topf.

Trotz nahezu unverändertem Gesamtgewicht der Pflanzen hat man doch den Eindruck einer deutlichen Wirksamkeit der Milch, die in einer Förderung des Krautes, vielleicht auf Kosten der Wurzeln, besteht, wobei eine 1—3% Milch optimal ist. Das Ergebnis ist also dem des Vorjahres, wo nur eine Förderung der *Wurzeln* beobachtet wurde, gerade entgegengesetzt.

d) Jahr 1945. Versuche in Göttingen, an einer sonnigen Stelle im Gelände des Institutes für Mikrobiologie; Aussaat und erste Anzucht in der Vegetationshalle.

1. Versuch. Erprobung verschiedener Beizlösungen. Sorte Rotherz, Samen von Weigelt, Erfurt. Beizdauer 15 Std. Aussaat am 12. 5., Ernte am 7. 8. Jede Serie 5 Mitscherlichgefäße; 3 Kontrollserien.

Da in den Versuchen von 1944 der Eindruck entstanden war, daß die Wirkung einer Beizlösung um so günstiger sei, je mehr Stoffe sie enthielte, sollten hier Kombinationen möglichst vieler Stoffe geprüft werden.

Folgende Stoffe wurden teils allein, teils in Kombinationen untersucht: Weinhefe, getrocknet (Backhefe war nicht erhältlich); Milch; ABCF (Konzentrationen wie 1944); Comb = ABCF + 0,2 mg/l Coffein + 1 mg/l Nikotinsäure.

Da von den 3 Kontrollserien die eine Serie „aus der Reihe fällt" und daher der Verdacht auf einen Versuchsfehler gegeben ist, mag von diesem Versuch nur eine kurze Zusammenstellung der Ergebnisse gebracht werden, die aber trotzdem aufschlußreich ist.

Tabelle 5. *Milchbehandlung. Erträge in Prozent der Kontrollen.*

	Kontrolle	Milch				
		0,3%	1%	3%	10%	30%
Wurzeln . . .	100	90	93	94	101	81
Kraut	100	133	164	150	143	128
Gesamt	100	97	106	104	109	90

Tabelle 6. *Erntegewicht je Topf in Gramm.*

	Wurzelgewicht	Krautgewicht
Hefe 2½% + Milch 3% + ABCF	203,7 ± 8,7	46,3
Hefe 2½% + Milch 3%	202,9 ± 4,5	43,5
Hefe 2½% + ABCF	202,8 ± 14,9	45,0
Comb	201,1 ± 9,1	45,9
Hefe 2½%	198,7 ± 4,9	48,0
Hefe 5%	193,5 ± 4,7	47,3
Milch 3% + ABCF	191,6 ± 9,1	44,6
Kontrollen, 3 Serien	186,5 ± 6,1	44,2
Kontrollen, 2 Serien	173,5 ± 5,0	43,7

Keine oder doch keine deutlichen Ertragssteigerungen erbrachten folgende Serien: Hefe 1¼%; Milch 1%, 3% und 10%; ¼ ABCF, ABCF und 4 ABCF. Das gilt sowohl für das Wurzel- wie auch für das Krautgewicht.

Das Hauptergebnis dieses Versuches ist offenbar das, daß eine Samenbeize um so besser wirkt, je mehr Stoffe sie enthält. Die verhältnismäßig starke Wirksamkeit des 2½% Weinhefeauszuges erklärt sich vermutlich daraus, daß das Ausgangsmaterial getrocknet war, während die früher verwendete Preßhefe einen hohen Wassergehalt hatte und daher erst in höherer Konzentration optimal wirkte. Vielleicht wirkt aber auch die Weinhefe an sich günstiger. Im übrigen ist die prozentuale Steigerung des Erntegewichtes durch alle Behandlungen nicht allzu erheblich und jedenfalls geringer als im Vorjahr. Dort erzielte z. B. ABCF noch eine Ertragssteigerung für die Wurzel von 36%, während es jetzt unwirksam war. Auch die Wirkung der Hefe ist quantitativ nicht sehr groß.

2. Versuch. In diesem Versuch sollte die Wirkung verschiedener Kulturbedingungen auf den Erfolg der Samenbeize untersucht werden. Es wurde stets der Ertrag einer mit ABCF behandelten Serie mit dem einer Kontrolle verglichen (Tabelle 7).

Saatgut, Beize usw. wie beim 1. Versuch. Aussaat am 9. 5., Ernte vom 16. bis 21. 8.

An Bodenarten wurde eine Mischung von Kompost mit Sand 1 : 1, gewöhnlicher Kompost und gedüngter Kompost verwandt. Während normalerweise in jedem Gefäß 5 Pflanzen standen, wurden außerdem Serien mit Dichtsaat (9 Pflanzen je Gefäß) und Weitsaat (nur 1 Pflanze je Gefäß; 10 Parallelen) mit ungedüngtem Kompost angesetzt. In diesen Versuchen wurde der Wassergehalt stets auf 70% der Kapazität gehalten (soweit nicht der Regen ihn erhöhte); Serien mit 50 und 90% Wassergehalt ergänzten den Versuch.

Abweichend vom 1. Versuch brachte hier die Lösung ABCF anscheinend eine gewisse, aber schwache Förderung hervor. Sie war am größten bei der „Normalserie" in gewöhnlichem Kompost, betrug aber auch dort nur 6,6%. In allen übrigen Serien war die Förderung noch geringer. In den beiden reichlich ernährten Serien (gedüngter Kom-

Tabelle 7. *Erntegewicht je Topf in Gramm.*

	Boden	Pflanzen je Topf	Wurzelgewicht	Differenz	Krautgewicht
ABCF	Kompost	5	278,8 ± 9,7	17,3 ± 10,0	44,8
Kontrolle			261,5 ± 2,2	—	45,4
ABCF	gedüngter Kompost	5	266,8 ± 8,1	−35,0 ± 13,8	63,5
Kontrolle			291,8 ± 11,1	—	61,7
ABCF	Kompost	1	168,1 ± 5,3	−23,9 ± 10,0	44,2
Kontrolle			192,0 ± 8,5	—	47,9

post, 5 Pflanzen und Weitsaat, 1 Pflanze) war aber eine deutliche Hemmung von 8,6 bzw. 12,4% (alles auf das Wurzelgewicht bezogen) zu verzeichnen.

Als Ergebnis dieses Versuches sehen wir eine schwache Förderung durch die Lösung ABCF bei Kultur der Möhren auf ungedüngtem Kompost als möglich an, während diese Behandlung bei reichlich ernährten Pflanzen wahrscheinlich Ertragsminderungen verursacht.

In diesem Zusammenhang mag erwähnt werden, daß auch Amlong (1943) bei Möhren nur bei mittlerer Stickstoffgabe, nicht aber bei N-Überschuß (und N-Mangel) mit der Wirkstoffbehandlung des Saatgutes einen Erfolg erzielte. Allerdings hatte seine Wirkstofflösung eine durchaus andere Zusammensetzung (100 mg α-naphthylessigsaures Kalium, 100 mg Askorbinsäure, 2 g Thioharnstoff je Liter). Ein ähnliches Ergebnis (beste Wirkung bei „mittleren Bedingungen" für Nährstoffe, Wassergehalt und Bodenreaktion) erhielt auch Podešva (1941) beim Sommerweizen.

Abschließend können die Gefäßversuche des Jahres 1945 dahin beurteilt werden, daß die Behandlungen aus zunächst ungeklärter Ursache nur verhältnismäßig schwache Ertragssteigerungen und auch diese nicht in allen Versuchen hervorriefen. Immerhin zeichnen sich einige Gesetzmäßigkeiten ab, wie die günstige Wirkung von „Vielstoffbeizen" und das Versagen der Behandlung bei reichlicher Ernährung der Pflanzen.

3. Versuch. Feldversuch, durchgeführt von Herrn Prof. Tornau, Göttingen.

Geprüft wurde die Wirkung eines 10% Hefeauszuges (Backhefe) sowie der Lösung $^1/_4$ ABCF und mit einer Naß- und einer Trockenkontrolle verglichen. Eine nachweisbare Wirkung der Behandlungen ergab sich nicht; die Erträge an Wurzeln und Kraut stimmten praktisch überein.

e) Jahr 1946. Versuche in Münster an derselben Stelle wie 1942—1944. Drei leichten Schatten gebende Bäume waren weggenommen worden; die Stelle war nunmehr sonnig. Einige Versuche standen auch in der Vegetationshalle und hatten teilweise Schatten.

1. Versuch. Erprobung verschiedener Beizlösungen. Sorte Nantaise, von Firma Nebelung, Münster. Beizdauer 15 Stunden. Aussaat am 30. 4., Ernte 26.—28. 8.;

5 Gefäße je Serie; zu jeder Behandlungsreihe eine Kontrollserie (im ganzen 6 Kontrollserien mit 30 Gefäßen).

Geprüft wurden folgende Lösungen: Weinhefe $1^1/_4$%, $2^1/_2$% und 5%; Backhefe 5%, 10% und 20%; $^1/_4$ ABCF, ABCF und 4 ABCF (vgl. 1945); $^1/_4$ Comb, Comb und 4 Comb (vgl. 1945); Milch 1%, 3% und 10%; sowie folgende Kombinationen: Backhefe 10% + Milch 3%, Backhefe 10% + Comb, Milch 3% + Comb, Backhefe 10% + Milch 3% + Comb.

Einige Tage vorher war ein Parallelversuch mit den Lösungen Comb und 4 Comb angesetzt worden, der auch entsprechend früher geerntet wurde.

Diese Versuche standen unter freiem Himmel. — Infolge eines nicht rechtzeitig bemerkten Schadens in der Umzäunung waren Ende Juni Kaninchen eingedrungen und hatten am Laub der Pflanzen gefressen. Darauf wurde an allen Pflanzen das Laub zurückgeschnitten bis auf ein kleines und ein etwas größeres Blatt.

Im Endergebnis konnte eine *sichere* Wirkung *keiner* Behandlung festgestellt werden. Behandelte Pflanzen und Kontrollen waren vielfach fast gleich mit einem Wurzelgewicht von etwa 190 g je Gefäß. Eine gewisse Wirkung der Lösungen 4 Comb, Hefe 10% + Comb, 4 ABCF, $^1/_4$ ABCF und Comb war im Hauptversuch zwar vorhanden (Förderungen von 6—4% auf das Mittel der Kontrollen — Wurzelgewicht — bezogen), im Parallelversuch war 4 Comb aber wirkungslos, während Comb etwa ebenso stark hemmte.

2. Versuch. Wirkung verschiedener Kulturbedingungen auf den Erfolg der Samenbehandlung mit Lösung Comb. Aussaat am 3. 5., Ernte 29.—31. 8. In der Vegetationshalle, sonst alles wie beim 1. Versuch.

aa) Wirkung der Ernährung. In normalem ungedüngtem Kompost trat eine unbedeutende Ertragssteigerung von 5%, in der Mischung Kompost und Sand 1:1 eine kleine Minderung von 4% gegenüber den Kontrollen auf (Wurzelgewicht). Erträge der Kontrollen: 241,2 bzw. 146,6 g je Gefäß.

bb) Dicht- und Weitsaat. Normaler Kompost. 1 Pflanze je Gefäß ergab, in Übereinstimmung mit 1945, eine Ertragsminderung von 15% bei allerdings sehr großen Schwankungen (hier 10 Wiederholungen). Bei 5 Pflanzen je Gefäß war die Behandlung wirkungslos, bei 9 Pflanzen trat eine Minderung von 9% auf. Kontrollwerte: 149,3 bzw. 233,5 bzw. 238,8 g je Gefäß.

cc) Bei Haltung der Gefäße auf 80% und 100% der Wasserkapazität erschienen ganz geringfügige Förderungen (4 und 2%). Kontrollwerte: 245,9 bzw. 289,8 g.

dd) Bei Ernte nach 13, 17 und 21 Wochen waren die Ergebnisse um Null schwankend (+ 4%, — 4% und — 2%). Kontrollwerte: 138,6 bzw. 246,8 bzw. 290,4 g.

Im Gesamtergebnis ist eine Förderung durch die Behandlung nicht feststellbar. Sie ist, falls überhaupt vorhanden, jedenfalls nur gering. Möglicherweise sind aber die Ertragsminderungen unter extremen Bedingungen (1 und 9 Pflanzen je Gefäß sowie Sand + Kompost) real.

Im ganzen verliefen die Versuche des Jahres 1946 also durchaus negativ, obwohl mit den verschiedensten Stoffen und unter ganz verschiedenen Bedingungen gearbeitet wurde. Wir vermuteten daher zunächst, daß die in diesem Jahr verwendete Sorte Nantaise sich für die Versuche nicht eigne.

f) Jahr 1947. Versuche an derselben Stelle wie im Vorjahr der 1. Versuch. Da Saatgut der früher mit Erfolg benutzten Sorten Guerande und Duwicker nicht erhältlich war, verwandten wir nochmals Rotherz, womit in Göttingen 1945 wenigstens Teilerfolge erzielt worden waren. Bezugsquelle Nebelung, Münster.

1. Versuch. Erprobung verschiedener Beizlösungen. Beizdauer 15 Std., Aussaat am 30. 4., Ernte am 26.—29. 8. Von jeder Behandlung wurden 25, von den Kontrollen 50 Gefäße angesetzt, von denen allerdings einige im Laufe der Versuche ausfielen.

Folgende Lösungen wurden geprüft: Backhefe 10%, Milch 3%, Comb[1], Hefe 10% + Milch 3% + Comb.

Die Möhren wurden in einem von außerhalb beschafften reinen Kompost gezogen und erreichten, vielleicht auch infolge des ungewöhnlich sonnigen Wetters dieses Jahres, ein besonders hohes Gewicht (Wurzelgewicht der Kontrollen 339,5 g je Gefäß).

Keine der verwendeten Lösungen gab einen positiven Erfolg. Bei Comb war der Ertrag (Wurzelgewicht) praktisch gleich der Kontrolle, bei den übrigen Lösungen lag er etwas (3—4%) unter der Kontrolle. Das Krautgewicht war überall praktisch gleich (etwa 49 g je Gefäß).

Ergänzend war noch eine Versuchsreihe von 11 Gefäßen angesetzt worden, bei der die Lösung Comb noch durch Zugabe von Pantothensäure (1 mg/l) vervollständigt worden war. Auch hier war eine kleine Hemmung zu beobachten.

2. Versuch. Untersuchung verschieden langer Kulturdauer der Pflanzen. Beizdauer 15 Std., Behandlung mit der Lösung Comb, dazu unbehandelte Kontrollen. Aussaat am 28. 4., Ernte nach $9^1/_2$, 11, $12^1/_2$, 14, $15^1/_2$, 17, $18^1/_2$ 20 und $21^1/_2$ Wochen. Jede Serie umfaßte 12 Gefäße, der ganze Versuch 216 Gefäße.

In *keinem Falle* ergab sich eine einwandfreie Wirkung der Behandlung. Die Werte für die Wurzeln schwankten etwas, wobei bald die behandelten Pflanzen, bald die Kontrollen etwas besser waren. Eine bestimmte Regel war in den Schwankungen nicht zu erkennen, und im ganzen glichen sich die Erträge der behandelten Pflanzen und der Kontrollen im Laufe des Versuches aus. Für das Kraut ergab sich meist ein kleiner Vorsprung der Kontrollen; im Gesamtdurchschnitt waren diese um etwa 2—3% besser als die Behandelten.

Trotz Verarbeitung eines sehr umfangreichen Materials konnte in diesem Jahre also auch an der Sorte Rotherz keine Wirkung der Samenbeize festgestellt werden. Die Behandlung war vielmehr offensichtlich wirkungslos geblieben, obwohl sich an derselben Sorte 2 Jahre vorher

[1] Statt der früher verwandten Nikotinsäure enthielt die Lösung Comb in den Jahren 1947 und 1948 die gleiche Menge Nikotinsäure*amid*.

in Göttingen wenigstens beschränkte Erfolge gezeigt hatten. Als einzige Erklärung für den verschiedenen Ausfall der Versuche vor und nach 1945 ergab sich jetzt nur noch die Möglichkeit, daß die Wegnahme der drei leichten Schatten gebenden Bäume im Frühjahr 1946 (vgl. S. 503) und das sonnige Wetter von 1947 von Einfluß gewesen sein könnte.

g) Jahr 1948. Aus äußeren Gründen war es uns in diesem Jahr nicht mehr möglich, die Versuche selbst durchzuführen. Unsere in die Methodik eingearbeitete Mitarbeiterin Frl. Hoffschlag übernahm daher die Versuche, wobei der Rahmen allerdings etwas verkleinert werden mußte.

Es wurde nur *eine* Samenbehandlung mit der Lösung Comb durchgeführt (β-indolylessigsaures Kalium 20 mg, Aneurin 0,2 mg, Askorbinsäure 40 mg, Oestron 0,2 mg, Coffein 0,2 mg, Nikotinsäureamid 1 mg, 1000 cm³ Leitungswasser). *Ein* Versuch wurde an der alten Stelle in der Sonne, ein zweiter an einer zeitweise schattigen Stelle des Botanischen Gartens angesetzt.

Jeder Versuch bestand ursprünglich aus 24 Gefäßen mit behandelten Pflanzen und ebenso vielen Kontrollen. Da beim Auflaufen der Samen aber vielfach Fehlstellen eintraten und auch aus anderen Gründen später Pflanzen ausfielen, waren bei der Ernte vielfach weniger als 5 Pflanzen in 1 Gefäß. Natürlich können immer nur Gefäße mit der gleichen Anzahl Pflanzen miteinander verglichen werden.

Die verwendete Sorte war wieder Rotherz (Saatgut von Nebelung, Münster). Beizdauer 12 Std. (50 cm³ Lösung bzw. Wasser für 2 g Samen). Aussaat am 4. 5., Ernte für den Versuch in der Sonne am 6.—8. 9., für den im Schatten am 9. und 10. 9. Für die Versuche diente magere Gartenerde. Während des Versuches standen die Gefäße nicht serienweise geordnet, sondern Behandelte und Kontrollen abwechselnd nebeneinander (wie bereits seit 1946).

Wie Tabelle 8 zeigt, brachten diese Versuche in der Tat den kaum noch erhofften Erfolg. Während der Versuch in der Sonne wiederum

Tabelle 8. *Erntegewichte je Topf in Gramm.*

	Pflanzen je Gefäß	Zahl der Gefäße	Wurzelgewicht	Differenz	Krautgewicht	Differenz
Versuch in der Sonne.						
Kontrolle .	5	10	177,8 ± 1,4	—	35,4 ± 1,0	—
Behandelt .	5	6	181,0 ± 4,2	3,2 ± 4,4	37,5 ± 2,4	2,1 ± 2,6
Kontrolle .	4	8	158,8 ± 2,7	—	30,7 ± 1,2	—
Behandelt .	4	4	160,0 ± 3,7	1,2 ± 4,6	31,3 ± 3,4	0,6 ± 3,6
Versuch zeitweise im Schatten.						
Kontrolle .	5	6	190,6 ± 2,6	—	37,1 ± 2,6	—
Behandelt .	5	8	246,0 ± 2,3	55,4 ± 3,5	43,2 ± 1,3	6,1 ± 2,9
Kontrolle .	4	10	172,8 ± 1,6	—	31,8 ± 1,2	—
Behandelt .	4	6	189,4 ± 2,6	16,6 ± 3,1	32,6 ± 2,4	0,8 ± 2,5
Kontrolle .	3	7	164,2 ± 1,6	—	27,3 ± 1,3	—
Behandelt .	3	6	174,2 ± 1,9	10,0 ± 2,5	29,4 ± 1,8	2,1 ± 2,2

keine sichere Wirkung erkennen läßt, ergibt sich für den Versuch an der zeitweise schattigen Stelle eine zweifelsfreie Steigerung vor allem des Wurzelgewichtes. Sie ist mit 29% besonders bei den Gefäßen mit 5 Pflanzen sehr erheblich, nimmt aber, wenn nur 4 oder gar nur 3 Pflanzen in einem Gefäß stehen, rasch ab auf 9,6 bzw. 6,1%. Bei den Fünfergefäßen ist auch die Förderung des Krautes deutlich.

Besprechung der Ergebnisse.

Die beiden Versuche des Jahres 1948, die die Wirkungslosigkeit der Samenbehandlung bei Kultur der Pflanzen in der Sonne, aber eine erhebliche Ertragssteigerung bei Kultur an einer stärker beschatteten Stelle zeigen, liefern den Schlüssel zum Verständnis der übrigen Versuche dieser Arbeit. *Alle* Versuche mit deutlich positivem Ergebnis (Münster 1942—1944 sowie 1948 zum Teil) wurden an einer zeitweise schattigen Stelle ausgeführt. Von den in der Sonne angesetzten Versuchen in Göttingen brachte nur ein Teil Ertragssteigerungen, die aber nur verhältnismäßig gering waren. Bei den Versuchen des Jahres 1946 ergaben sich nur teilweise Andeutungen von Förderungen bis zu etwa 5%, während in dem ungewöhnlich sonnigen Sommer von 1947 eher Hemmungen auftraten (bis zu etwa 4%). Auch die Tatsache, daß der Feldversuch in Göttingen keine Wirkung der Behandlung zeigte, liegt in derselben Linie.

Offensichtlich spricht die Möhre also auf die Samenbehandlung nur dann mit einer deutlichen Ertragssteigerung an, wenn man die Pflanzen später an einer während einer Anzahl von Tagesstunden schattigen Stelle zieht. Das weist vielleicht auf einen Zusammenhang zwischen Wirkstoffwechsel und Licht hin, derart, daß die stark besonnte Pflanze keinen Mangel an Wirkstoffen hat, wohl aber die beschattete, der daher die Wirkstoffzufuhr zum Samen vielleicht aufhilft. Die Aussichten auf eine spätere praktische Anwendung der Samenbehandlung mit Wirkstoffen werden durch diese Bedingung für den Erfolg natürlich sehr herabgesetzt. Es muß aber ausdrücklich hervorgehoben werden, daß das zunächst nur für die Möhre und die von uns verwendeten Lösungen gilt und nicht verallgemeinert werden darf. Untersuchungen unserer Mitarbeiterin Frl. Hoffschlag, über die später berichtet werden soll, ergaben nämlich für *Poa* auch eine Wirkung einer Hefebeize bei Kultur in der Sonne, während Amlong (1943) mit einer allerdings andersartigen Beize (vgl. S. 503) auch einmal bei der Möhre in einem Feldversuch, also in der Sonne, eine Ertragssteigerung von 10% beobachtet hat.

Eine zweite Bedingung für den positiven Erfolg der Samenbehandlung scheint, bei der Möhre wenigstens, ein gewisser Nährstoffmangel zu sein. Wurden die Pflanzen in gedüngtem Kompost gezogen (1945)

oder stand nur 1 Pflanze in einem Mitscherlichgefäß (1945 und 1946), so traten sogar Ertragsminderungen ein. Bei Versuchen mit 3, 4 und 5 Pflanzen je Gefäß (1948) war die Wirkung bei 5 Pflanzen am besten, bei 3 Pflanzen am geringsten. Diese Tatsache deutet vermutlich auf eine Abhängigkeit des Wirkstoffwechsels vom Mineralstoffwechsel hin, derart, daß starke Mineralsalzaufnahme auch den Wirkstoffwechsel anregt und eine reichlich ernährte Pflanze daher auch keinen Wirkstoffmangel hat. Andererseits darf aber die Nährstoffarmut vielleicht auch nicht zu groß sein, denn von 2 Versuchen mit 9 Pflanzen je Gefäß ergab wenigstens der eine (1946) eine Ertragsminderung. Allerdings wären hier noch weitere Versuche erforderlich. Im ganzen gleichen unsere Ergebnisse aber denen von Amlong und Podešva (vgl. S. 503), die ebenfalls unter mittleren Ernährungsbedingungen die beste Wirkung der (bei ihnen allerdings anderen) Samenbehandlung beobachteten.

Vielleicht hängt auch die Wirkungslosigkeit der Behandlung im Göttinger Feldversuch, in dem absolut hohe Erträge erzielt wurden (etwa 485 Doppelzentner je Hektar an Wurzeln), zugleich mit der anscheinend besonders reichlichen Ernährung der Pflanzen zusammen.

Weiter fällt auf, daß die verwendeten Lösungen eine recht geringe Konzentration besitzen. Die Gesamtkonzentration aller Wirkstoffe in den Lösungen Comb liegt unter 100 mg/l. Eine günstige Lösung natürlicher Wirkstoffe scheint ein 10% Hefeauszug zu sein. Noch besser aber wirken vielleicht die Lösungen Comb, Kombinationen von Heteroauxin, Aneurin, Askorbinsäure, Oestron, Coffein und Nikotinsäure oder Nikotinsäureamid. Eine Zugabe weiterer Stoffe würde die Wirkung vermutlich noch weiter steigern. Das Ergebnis des 1. Versuches 1945 weist geradezu daraufhin, daß eine Beize um so besser wirkt, je mehr Stoffe sie enthält.

Man könnte vermuten, daß positive Erfolge bei der Samenbeize mit Wirkstoffen vielleicht gerade bei altem, abgelagertem Saatgut mit abnorm geringem Wirkstoffgehalt einträten. [Juel (1941) beobachtete bei 4 Jahre gelagertem Hafer eine starke Abnahme des Auxingehaltes]. Auch der Versuch des Jahres 1944 mit vorvorjährigem Samen und mit starker Wirkung der Behandlung bei absolut sehr geringen Erträgen könnte zunächst in diesem Sinne gedeutet werden. Es ist aber zu beachten, daß vor allem der Versuch 1948 (Schatten), der mit normalem vorjährigem Saatgut angestellt wurde, doch ebenfalls eine *starke* Wirksamkeit der Behandlung brachte. Hier versagt also diese Deutung. Auch die Versuche von Frl. Hoffschlag an *Poa* und *Stenophragma* zeigen Förderungen an nicht überaltertem Saatgut.

Schließlich möge noch bemerkt werden, daß wenigstens in unseren Versuchen sich keine Anhaltspunkte für eine verschiedene „Eignung"

der einzelnen Möhrensorten für die Samenbehandlung mit Wirkstoffen ergaben.

Mit diesen Ergebnissen mögen die Möhrenversuche zunächst abgebrochen werden, da es praktischer erscheint, die Untersuchungen zunächst mit ephemeren kleinen Unkräutern weiter zu führen, bei denen man mit reinen Linien und einem sehr viel größeren Zahlenmaterial arbeiten und von denen man mehrere Generationen in einem Jahr ziehen kann.

Auf eine theoretische Deutung unserer Befunde und eine eingehendere Literaturbesprechung möge hier verzichtet werden, da dies an anderer Stelle geschehen soll.

Zusammenfassung.

1. Es wurde versucht, durch Einquellen des Saatgutes in verdünnten Wirkstofflösungen bei der Möhre *(Daucus Carota)* Ertragssteigerungen zu erzielen.

2. In Gefäßversuchen konnten hierbei positive Erfolge erhalten werden mit einem 10% Hefeauszug und mit einer stark verdünnten kombinierten Lösung von Heteroauxin, Aneurin, Askorbinsäure, Oestron, Coffein und Nikotinsäure oder Nikotinsäureamid.

3. Die erzielten Ertragssteigerungen waren teilweise sehr beachtlich und konnten für das Wurzelgewicht 30% übersteigen; die Steigerungen im Krautgewicht waren zwar geringer, aber ebenfalls deutlich.

4. Diese Steigerungen konnten jedoch nur erreicht werden, wenn die Gefäße mit den Pflanzen an einer wenigstens zeitweise schattigen Stelle standen. Bei Kultur in der Sonne zeigte sich meist keine oder höchstens eine geringfügige Wirkung.

5. Der Erfolg der Samenbehandlung war am besten, wenn den Pflanzen nur eine mäßige Nährstoffmenge zur Verfügung stand.

Bei der praktischen Durchführung der zeitraubenden Versuche haben uns im Laufe der Jahre eine Reihe von Mitarbeiterinnen unterstützt. Herr Prof. Rippel-Baldes nahm uns im Jahre 1944 in sein Institut in Göttingen auf und gewährte uns jede mögliche Hilfe, während Herr Prof. Tornau einen Feldversuch übernahm. Allen unseren Helfern sind wir zu Dank verpflichtet.

Literatur.

Amlong, H. U.: Landw. Jb. **93**, 141 (1943). — Juel, I.: Planta (Berl.) **32**, 227 (1941). — Podešva: Sborník České Akad. Zemědlské **16** (1941).

Prof. Dr. Hans Söding, (24a) Hamburg 36, Jungiusstr. 6.

Planta, Bd. 37, S. 510—534 (1949).

Aus der Reichsforschungsanstalt für Lebensmittelfrischhaltung, Karlsruhe.

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DES SÄURESTOFFWECHSELS SUKKULENTER CRASSULACEEN.

VI. Mitteilung.

NEUERE VORSTELLUNGEN VOM CHEMISMUS DES SÄURESTOFFWECHSELS*.

Von

JOHANNES WOLF.

(Eingegangen am 28. März 1949.)

Seit der Veröffentlichung unserer letzten Mitteilung aus dem Leipziger Botanischen Institut (WOLF 1939b) sind eine Reihe neuer Erkenntnisse — darunter auch solche grundsätzlicher Art — geschöpft worden, die geeignet erscheinen, die Frage nach dem Chemismus des Säurestoffwechsels sukkulenter Crassulaceen der Lösung näher zu bringen. Es darf daher als nützlich erachtet werden, eine Auswahl der bisher erzielten fremden und eigenen Ergebnisse zusammenfassend zu sichten, um ein Bild der zur Zeit begründeten Vorstellungen über den Stand unseres Problems zu vermitteln, zugleich aber auch Unstimmigkeiten und Lücken aufzudecken und damit auf lohnende Ansatzpunkte für die weitere Forschung hinzuweisen.

I.

Für die Bildung unserer Vorstellung vom Chemismus des diurnalen Säurestoffwechsels der Crassulaceen waren vor allem zwei auffallende Beobachtungen maßgebend gewesen:

1. Der Befund (WOLF 1931), daß abgesäuertes, KH[1]-reiches Blattgewebe im Dunkeln bei mittleren Temperaturen — abweichend von der VAN'T HOFFschen Regel — die gleiche Menge oder meist sogar wesentlich mehr an KH verbraucht als bei höheren Temperaturen, ließ uns *im Säurestoffwechsel der Crassulaceen eine Parallelerscheinung zur tierischen Glykolyse erblicken und seine Umsteuerung bei erhöhter Temperatur als Analogon zur oxydativen Phase des Energiestoffwechsels beim Muskel* erachten. BENNET-CLARK (1930) war auf anderem Wege zu einer prinzipiell gleichen Auffassung gekommen.

---

* Aus zeitbedingten Gründen konnte vorliegende, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. RUHLAND, zu seinem 70. Geburtstage gewidmete Betrachtung erst jetzt abgeschlossen werden.

[1] KH = Kohlenhydrate.

2. Aus dem Befund (WOLF 1931), daß die nächtliche Säureanhäufung mit einer starken Hemmung, unter Umständen sogar zeitweise völligen Sistierung der Kohlendioxydausscheidung gekoppelt ist, zogen wir den beim damaligen Stand der Forschung allein vertretbar erscheinenden Schluß, daß *die Säurebildung einen anomal gesteuerten KH-Stoffwechsel darstellt und* — unter Ablehnung der Vorstellungen von THUNBERG (1920) — *von solchen Stoffwechselzwischenprodukten ausgehen muß, von denen noch kein Kohlendioxyd abgespalten worden ist.* Als letztes der für die [z. B. aus Ergebnissen von Narkoseversuchen (WOLF 1931)] zu fordernde oxydative Synthese der 4 C- bzw. 6 C-Säuren in Frage kommenden Glieder der KH-Abbaureihe erachteten wir die reaktionsfähige *Brenztraubensäure*, von der angenommen wurde, daß sie im pflanzlichen Gewebe normalerweise karboxylatisch zerlegt wird.

Beobachtungen (WOLF 1939b) ließen in der Ansäuerungsphase eine zeitweise, durch Außenfaktoren modifizierbare Disharmonie im fermentativen Geschehen vermuten. Sie könnte darin bestehen, daß auf Grund der zeitweilig stärkeren Wirksamkeit konkurrierender Fermentsysteme (BENNET-CLARK 1933b und PUCHER und Mitarbeiter 1947c) entweder Brenztraubensäurevorläufer am Übergang in Brenztraubensäure verhindert werden, oder (WOLF 1939b) *daß an der karboxylatischen Spaltung verhinderte* (WOLF 1931) *Brenztraubensäure mit bestimmten normalen Intermediärprodukten des Atmungsvorganges oxydoreduktive Umwandlungen eingeht*; hierdurch würden sowohl Brenztraubensäure als auch die beteiligten Intermediärprodukte durch Übergang in mehr oder weniger stabile Produkte, wobei an die Pflanzensäuren gedacht wurde[1], dem „normalen" Abbau zum Teil entzogen. Diese Schlüsse ließen sich aus Ergebnissen von Mikrogasstoffwechselversuchen ableiten; die Versuche mußten aus äußeren Gründen vorzeitig abgebrochen werden und konnten deshalb nicht mehr analytisch unterbaut werden. HALLMAN und SIMOLA (1939) konnten aber bald unter Verwendung von tierischen Geweben, ebenso wie auch SIMOLA und ALAPEUSO (1941) bei Schimmelpilzen zeigen, daß zugesetzte Brenztraubensäure tatsächlich mit 4 C-Säuren unter 6 C-Säurebildung (Zitronensäure) sich kondensiert.

Die Vermutung, daß nicht nur Intermediärprodukte Brenztraubensäure abfingen, sondern daß auch eines der Atmungsendprodukte, nämlich Kohlendioxyd, mit Brenztraubensäure zu reagieren vermöchte, war als eine — damals allerdings indiskutable — Denkmöglichkeit zu werten. Immerhin hatten wir zur Erklärung des überaus starken Einflusses des CO_2-Partialdruckes in der umgebenden Atmosphäre auf den Grad der Absäuerung am Licht (und im Dunkeln bei erhöhter

[1] Die Gasstoffwechselmessungen ergeben keinen Hinweis auf den unter Acetyl-methyl-carbinol-Bildung erfolgenden Ablauf einer karboligatischen Reaktion (STEPANOW und KUSIN 1931).

Temperatur) seinerzeit (WOLF 1931) unter anderem die Möglichkeit einer *CO_2-Wirkung im Sinne des Massenwirkungsgesetzes* diskutiert: unter dem Einfluß einer erhöhten CO_2-Konzentration in der Außenatmosphäre würde die Absäuerung am Licht gehemmt durch die *Verschiebung des Gleichgewichts der Dekarboxylierungsreaktion* — als eines der dabei anzunehmenden Teilvorgänge. Diese Deutung wird durch die Beobachtung gestützt, daß mit fortlaufendem künstlichem und über den durch die Photosynthese bewirkten hinausgehenden Entzug von Kohlendioxyd Geschwindigkeit und Ausmaß der Absäuerung beträchtlich ansteigen.

Eine sekundär hemmende Wirkung von Kohlendioxyd auf die karboxylatische Spaltung hatten wir auch für die bei niederen Temperaturen begünstigte Säurebildung erwogen und vermutet. Eine der dort (WOLF 1931) vorgeschlagenen Versuchsanordnungen zur Prüfung dieser Frage — nämlich Pflanzengewebe in verschieden CO_2-reicher Umgebung auf Brenztraubensäure einwirken zu lassen — wurde leider nicht angewendet; da indes bei der an ihrer Stelle benützten Versuchsanordnung das verwendete *Bryophyllum*-Gewebe — abweichend von seinem sonst beobachteten Verhalten — auf einen Brenztraubensäurezusatz nur unbedeutend ansprach, sahen wir später (WOLF 1938a) diese Befunde als nicht beweisend für das eventuelle Vorliegen einer veränderlichen Karboxylaseaktivität an.

Da DE SAUSSURE (1804) durch Vakuumanwendung aus einem in der stationären Phase befindlichen Kakteengewebe ein Gasgemisch mit nur 2—3% Kohlendioxyd erhielt, und da es uns vor allem nicht gelungen war (WOLF 1931), im Gesamtgehalt der Gewebe an freiem und durch Säure austreibbarem Kohlendioxyd morgens und abends auffällige Unterschiede nachzuweisen, konnte bei den Crassulaceen der CO_2-Faktor für die Umschaltung des Säurestoffwechsels von Absäuerung zu Ansäuerung und umgekehrt nicht allein verantwortlich gemacht werden. Diese Beschränkung wurde späterhin (WOLF 1938a) auf die früher (WOLF 1931) diskutierte Vorstellung einer über eine eventuelle Azetaldehydanhäufung verlaufenden indirekten Wirkung von Kohlendioxyd auf die Karboxylaseaktivität (WETZEL 1931, WETZEL und RUHLAND 1931) ausgedehnt.

II.

Unbefriedigend blieben die Vorstellungen über den Chemismus des Überganges von Brenztraubensäure bzw. des anderen hierfür in Frage kommenden 3C-Körpers in 4C- bzw. 6C-Säuren, die sich darauf beschränken mußten (WOLF 1931), die experimentell einigermaßen hinreichend begründeten Ansichten von TOENNIESSEN und BRINKMANN (1930) zu übernehmen; nach diesen soll sich Brenztraubensäure zu Diketoadipinsäure kondensieren und aus dieser dann unter Abspaltung

von Ameisensäure Bernsteinsäure entstehen. Spätere Befunde und Vorstellungen wiesen in eine andere Richtung.

Borgström (1935a, b) entdeckte bei sukkulenten Kompositen diurnale Schwankungen des Gehaltes an Zitronensäure, und Guthrie (1934, 1936) erkannte — und seine Befunde wurden alsbald von Wolf (1938a, 1939a) und Borgström (1938) und späterhin von Pucher und Mitarbeitern (1947a) sowie Bonner und Bonner (1948) bestätigt —, daß auch in Crassulaceenblattgewebe Zitronensäure in beachtlichen Mengen vorhanden ist und neben Äpfelsäure in starkem Ausmaß sich an den diurnalen Säuregehaltsschwankungen beteiligt.

Pucher und Mitarbeiter (1947c) finden, daß die relative Größenordnung der diurnalen Zitronensäureschwankungen stets viel geringer sei als die der Äpfelsäure, was von unseren Erfahrungen im allgemeinen (Ausnahme z. B. Wolf 1939a) abweicht und auch nicht mit den bisher allerdings nur wenigen Angaben von Bonner und Bonner (1948) übereinstimmt. Mit Pucher und Mitarbeitern (1948b) führen wir dies einmal auf die während der Ansäuerungsperiode herrschende Temperatur, zum anderen auf das in Connecticut verwendete Pflanzenmaterial und auf die dort üblichen Kulturmethoden zurück. So haben Pucher und Mitarbeiter (1947b) selbst den überaus starken Einfluß der Stickstoffernährung auf den Säuregehalt nachgewiesen. Bennet-Clark (1933a) berichtet ebenfalls über Bodeneinflüsse auf den Säuregrad, und wir (Wolf 1939a) fanden an Material einheitlicher Herkunft, das unter verschiedenen Boden- und Belichtungsverhältnissen aufgewachsen war sowie im Habitus stark voneinander abwich, große Unterschiede im Anteil der Zitronensäurezunahme an der Gesamtsäurezunahme; es zeigte sich, daß der Zitronensäureanteil bei den großen, weichen, dunkelgrünen Blättern der im zeitweilig bedeckten Kasten gezogenen Pflanzen etwa 40%, bei den (allerdings nur in einem Falle untersuchten) kleinen, derben, gelbgrünen Blättern der ohne Beschattung aufgewachsenen Freilandpflanzen dagegen etwa 80% betrug. Diese gleichzeitigen Farb- und Säuregehaltsveränderungen erinnern an Beobachtungen von Iljin (1942, 1943), wonach bei Erkrankung vieler Pflanzen, z. B. Holunder, Apfel, Esche, Jasmin, Wein u. a. an Kalkchlorose, eine dem Vergilbungsgrad proportionale Speicherung von organischen Säuren, besonders Zitronensäure, eintritt, während die Äpfelsäurebildung im allgemeinen gleichzeitig abnimmt. Die gesteigerte Zitronensäurebildung, von der man noch nicht weiß, ob sie die Ursache der Krankheit ist oder nur deren Symptom, läßt sich schon in Blättern nachweisen, die noch grün und gesund sind und die erst später chlorotisch geworden wären. Es gibt jedoch Fälle, in denen nicht Zitronensäure, sondern Äpfelsäure im Zusammenhang mit der Krankheit bevorzugt angehäuft wird (z. B. weiße Lupine, Iljin 1943). Der Zusammenhang von Säuregehaltsveränderungen mit solchen der Kohlenhydrate ist recht deutlich, so daß man weniger geneigt sein mag, die Säuren als desaminierte Produkte der in kranken Pflanzen gesteigerten Eiweißhydrolyse anzusprechen.

Wir hatten gefunden (Wolf 1939a), *daß ein sehr großer Anteil der Gesamtsäure unerwarteterweise nicht als eine der bis dahin bekannteren Pflanzensäuren identifiziert werden konnte (Fraktion der „unbekannten Säuren")*, und hatten die Bedeutung der Aufklärung dieser Fraktion für das Wissen um den Chemismus des KH-Abbaues betont. Des Krieges wegen mußte der von uns bereits 1938 begonnene (Wolf 1939a)

und 1939 in Gemeinschaft mit K. HASSE (Technische Hochschule, Karlsruhe) fortgesetzte Versuch[1], die unbekannten Säuren nach dem Vorgehen von FRANZEN und Mitarbeitern (1922) zu identifizieren, abgebrochen werden. Diese Lücke wurde indes bald geschlossen: PUCHER (1942) und NORDAL (1942) gelang es gleichzeitig und unabhängig voneinander, den weitaus größten Teil dieser Fraktion als *Isozitronensäure* zu erkennen und damit eine von PAECH (1940) geäußerte Vermutung zu bestätigen.

Isozitronensäure, HOOC · CHOH · CH(COOH) · CH_2 · COOH, wurde von FITTIG und MILLER (1889) synthetisch dargestellt. In der Natur wurde sie erstmals von NELSON (1925), fußend auf Arbeiten von FRANZEN und KEYSSNER (1923), im Saft von Brombeeren als solche erkannt. Isozitronensäure stellt den größten Teil der sog. *Crassulaceenäpfelsäure* von MAYER (1878, 1899) und ABERSON (1898) dar (PUCHER 1942).

Damit war die Gültigkeit des TOENNIESSEN - BRINKMANNschen Schemas für die Crassulaceen unwahrscheinlich geworden. Vielmehr wies das gemeinschaftliche Auftreten von Zitronen-, Isozitronen- und Äpfelsäure höchst eindringlich auf das Vorliegen der von KNOOP und MARTIUS (1936), MARTIUS und KNOOP (1937) in tierischem Gewebe entdeckten Reaktionsfolge hin *(Zitronensäurekreislauf)*, die in dem von KREBS und Mitarbeitern (1938) gedeuteten Zusammenhang von allgemeiner Bedeutung für die biologische Oxydation zu sein verspricht. CHIBNALL (1939) hat diese Vorstellung für den pflanzlichen Atmungsstoffwechsel übernommen, und PUCHER und Mitarbeiter (1947 c) haben neuerdings den Zitronensäurekreislauf auch bei den Crassulaceen vermutet. Nach dieser Theorie entsteht aus Brenztraubensäure und Oxalessigsäure Zitronensäure, die dann über cis-Akonitsäure—Isozitronensäure—Oxalbernsteinsäure—α-Ketoglutarsäure—Bernsteinsäure—Fumarsäure—Äpfelsäure zu Oxalessigsäure abgebaut wird, welch letztere nun wiederum zur Kondensation mit Brenztraubensäure bereitsteht. *In diesem Kreislauf wird die Brenztraubensäure völlig abgebaut.*

Da die Einzelreaktionen des Kreislaufes zum großen Teil als reversibel erkannt worden sind, unter anderen auch solche, die unter Dekarboxylierung verlaufen (OCHOA und WEISS-TÁBORI 1945; AJL und WERKMAN 1948) muß damit gerechnet werden, daß eine bestimmte Säure des Zyklus auf zwei verschiedenen Wegen gebildet werden kann. Die weiter unten zu erwähnende WOOD-WERKMAN-Reaktion stellt danach nur einen von mehreren möglichen Fällen reversibel verlaufender Dekarboxylierungsreaktionen dar.

[1] Herrn Prof. Dr. W. RUHLAND danke ich nochmals bestens für das in reichlicher Menge freundlicherweise gesandte Blattmaterial von *Sempervivum glaucum*.

Der Chemismus dieses Kreislaufes würde zwar mit unseren Befunden weitgehend in Einklang stehen, doch nicht völlig; und zwar würde die des öfteren beobachtete völlige Sistierung der CO_2-Ausscheidung im Stadium kräftiger Ansäuerung nicht ohne weiteres mit dieser Vorstellung vereinbar sein.

Die Kondensation von Brenztraubensäure mit Oxalessigsäure zu Zitronensäure verläuft über zunächst noch nicht sicher bekannte Zwischenstufen. Einer dieser Schritte muß unter CO_2-Abspaltung erfolgen, wobei es für unsere Betrachtungen zunächst unwesentlich ist, ob diese CO_2-Abspaltung, wie es heute anscheinend bevorzugt angenommen wird, vor der Kondensation der Brenztraubensäure oder erst von einem eventuell anzunehmenden primären 7 C-Kondensationsprodukt erfolgt. Neuerdings wird auch vermutet, daß Zitronensäure nicht ein unmittelbares Glied des Zyklus ist, sondern in einer Seitenreaktion, etwa aus cis-Akonitsäure, entsteht. Dieser Ausschluß der Zitronensäure aus dem unmittelbaren Kreislauf hat Krebs veranlaßt, nicht mehr von einem Zitronensäurezyklus zu sprechen, sondern die neutralere Bezeichnung „Trikarbonsäure-Zyklus" zu verwenden. Die noch bestehenden Unklarheiten hinsichtlich der Kondensationsreaktion lassen es uns indes empfehlenswert erscheinen, der vorliegenden Betrachtung die wenn auch etwas überholte, so doch weniger komplizierte Vorstellung des Zitronensäurekreislaufes zugrunde zu legen, zumal unsere Fragestellung durch die aufgetretenen Abweichungen kaum berührt werden dürfte. Es dürfte erwartet werden, daß es bei der hohen Aktivität der Forschung auf diesem Gebiet in Kürze möglich sein wird, präzisere Angaben über die heute noch in Frage stehenden Einzelheiten zu machen. Diese Bemerkungen beziehen sich auch auf die in Tabelle 2 gegebene schematische Übersicht.

Eine Zitronen- oder Äpfelsäurebildung unter Beteiligung von 3 C-Körpern ohne eine CO_2-Abspaltung ist also nach den derzeitigen Vorstellungen für Crassulaceen nicht annehmbar, auch dann nicht, wenn wir mit Lynen (1942) und Wieland (1947) eine Kondensation von Essigsäure mit Oxalessigsäure zu Zitronensäure annehmen würden. *Es ergab sich somit die Notwendigkeit, einen Vorgang zur Erklärung heranzuziehen, der unter CO_2-Verbrauch im Dunkeln abläuft.*

III.

Etwa zur gleichen Zeit, als unsere letzte Mitteilung erschien, wurden zunächst an Bakterien, späterhin auch an höheren Pflanzen und tierischen Geweben gewonnene Befunde bekannt, aus denen hervorging, daß eine erhöhte CO_2-Konzentration die Bildung und Anhäufung von 4 C-Säuren stark fördert. Unter Verwendung von markiertem Kohlenstoff (Wood und Mitarbeiter 1940) konnte weiterhin nachgewiesen

werden, *daß bei diesen Vorgängen Kohlendioxyd mit Intermediärprodukten des Stoffwechsels reagiert und sich z. B. mit Brenztraubensäure unter Bildung von Oxalessigsäure vereinigt* (WOOD-WERKMAN-Reaktion, im folgenden abgekürzt WWR). Dieser Befund einer reversiblen Einbeziehbarkeit von Kohlendioxyd in die Atmungs- und Oxydationsvorgänge der Zelle konnte in zahlreichen Untersuchungen bestätigt werden, und es konnte vorausgesehen werden, daß diese Erkenntnis die Vorstellungen auf verschiedenen Gebieten der Stoffwechselphysiologie, besonders auch auf dem der CO_2-Assimilation, modifizieren würde (KREBS und EGGLESTON 1940; RUBEN, HASSID und KAMEN 1939; BENSON und CALVIN 1947).

Lag auf Grund einer Reihe von Beobachtungen an heterotrophen niederen Organismen bereits um 1930 die Annahme einer aktiven Teilnahme von Kohlendioxyd an Stoffwechselvorgängen förmlich in der Luft, *so waren wir* (WOLF 1931) *mit dem Hinweis auf die Gültigkeit des Massenwirkungsgesetzes in der Deutung des CO_2-Einflusses auf den Säurestoffwechsel dem Prinzip der WWR bereits 1931 recht nahe gekommen, ohne es allerdings zu wagen, die in der WWR ausgedrückte letzte Konsequenz zu ziehen.* Versuche in dieser Richtung, die ich 1938 auf Anregung von Herrn Prof. Dr. W. RUHLAND begann, und die darin bestehen sollten, durch Messung der Gesamtkohlenstoffbilanz auf Grund von direkten Kohlenstoffbestimmungen bzw. von kalorimetrischen Bestimmungen des Verbrennungswertes eine bisher eventuell unberücksichtigte Kohlenstoffquelle aufzudecken, mußten leider vorzeitig abgebrochen werden.

Auf die Bedeutung, die der WWR möglicherweise auch im Säurestoffwechsel der Crassulaceen zukommt, wiesen vor längerer Zeit unabhängig voneinander PAECH (1941) und WOLF (1942) gelegentlich der Besprechung fremder Arbeiten hin. Neuerdings haben auch PUCHER und Mitarbeiter (1947d) sowie BONNER und BONNER (1948) die Beteiligung der WWR bei der Säurebildung der Crassulaceen in Erwägung gezogen.

Würde die WWR auch im Säurestoffwechsel der Crassulaceen ablaufen, so wäre eine Erklärungsmöglichkeit für die Beobachtung gewonnen, daß Säurebildung und -anhäufung ohne CO_2-Ausscheidung erfolgen kann. Auf diese Weise könnte im Zitronensäurekreislauf abgespaltenes Kohlendioxyd mit Brenztraubensäure unter Bildung weiterer Oxalessigsäure reagieren. Durch die WWR überschüssig gebildete Oxalessigsäure könnte dann durch Übergang in Äpfelsäure entfernt bzw. stabilisiert werden, und es könnte auch dann, wenn nur das bei der Zitronensäurekondensation abzuspaltende Kohlendioxyd zur Verfügung stünde, Zitronensäure und Äpfelsäure sich bei völliger Sistierung der CO_2-Ausscheidung anhäufen.

Die Beteiligung der WWR an der Säurebildung durch Crassulaceen wird durch folgende Beobachtungen gestützt:

Abweichend von den früheren Beobachtungen von WARBURG (1886) zeigten BONNER und BONNER (1948), daß das Ausmaß der Säurezunahme in verdunkelten, am Licht abgesäuerten Blättern von Crassulaceen mit steigendem CO_2-Gehalt der Außenatmosphäre zunimmt (Tabelle 1), und zwar häuft sich die Säure im niederen Bereich (bis zu einem CO_2-Gehalt von 0,1%) in etwa linearem Verhältnis zum CO_2-Gehalt an, während im höheren Bereich dieser Einfluß deutlich geringer ist. Dieser Befund läßt die Bedeutung des Außenfaktors Kohlendioxyd und die Notwendigkeit seiner sorgfältigen Konstanterhaltung bei mehrteiligen Versuchen und bei Gasstoffwechselmessungen klar erkennen. Durch Verwendung von Kohlendioxyd mit markiertem Kohlenstoff gelang es neuerdings nachzuweisen (BONNER 1948), daß das verwendete Kohlenstoffisotop in der neugebildeten Säure anzutreffen ist. Das *experimentum crucis, der Nachweis des theoretisch zu fordernden Anteils* des Kohlenstoffisotops am Gesamtkohlenstoff der neugebildeten Säuren sowie der Nachweis des auf die theoretisch zu erwartende Position beschränkten Einbaues des Isotops wird indessen wegen der möglichen Beteiligung von intermediär abgespaltenem Kohlendioxyd an der WWR und wegen der nicht nur auf *einem* Wege möglichen Bildung der Säuren auch unter Verwendung von Isotopen nur schwer gelingen; schließlich sei noch auf die Wahrscheinlichkeit eines Isotopenaustausches hingewiesen, sobald symmetrische Dikarbonsäuren (z. B. Fumarsäure) in reversibler Reaktion als Intermediärprodukte auftreten (vgl. GROSS und WERKMAN 1947).

Tabelle 1. *Bryophyllum crenatum. Säuregehaltsveränderungen während 2tägiger Verdunkelung bei + 3° C.* (Nach BONNER und BONNER 1948.)

	Ausgangswert mäquival je 100 g Frischgewicht	Zunahmen in mäquival je 100 g Frischgewicht		
		in Luft CO_2-frei	in normaler Luft	in Luft mit 10% CO_2
Gesamtsäure	252	13	64	104
Zitronensäure	11	18	24	29
Isozitronen- + cis-Akonitsäure	235	−14	14	37
Äpfelsäure	7	5	23	56

Es befremdet, daß die von DE SAUSSURE (1804) in seinem Buche „Chemische Untersuchungen über die Vegetation" niedergelegte Beobachtung einer Aufnahme merklicher Mengen von Kohlendioxyd neben Sauerstoff aus einer mit Kohlendioxyd künstlich angereicherten Atmosphäre durch abgesäuertes Kakteengewebe im Dunkeln zwar von WARBURG (1886) noch erwähnt und ablehnend behandelt worden ist,

späterhin aber vergessen worden zu sein scheint. Eine Nachprüfung und ein konsequenter Ausbau dieser Beobachtung hätten der Forschung möglicherweise wesentlich früher die besondere, in der WWR zutage tretende Reaktionsfähigkeit von Kohlendioxyd offenbart. Der betreffende Abschnitt aus DE SAUSSUREs Buch sei in der Übersetzung von A. WIELER (S. 43/44) anschließend wiedergegeben:

„/72/E. Der Cactus atmet das kohlensaure Gas in demselben Verhältnis wie das Sauerstoffgas ein, wenn das erstere ihm in kleiner Menge beigemischt ist.

Die Untersuchungen, die ich unter A über die Einatmung des Sauerstoffgases mitgeteilt habe, wurden in einer vorher des kohlensauren Gases beraubten Luft angestellt, und man könnte fragen, ob jenes nicht hinsichtlich der Aufnahme von den Blättern in natürlicher atmosphärischer Luft vor dem Sauerstoffgas bevorzugt wird. Infolgedessen stellte ich einen Cactus unter einen mit gewöhnlicher Luft, der ich kohlensaures Gas hinzugefügt hatte, gefüllten Rezipienten und fand, daß das kohlensaure Gas und das Sauerstoffgas in demselben Verhältnis aufgenommen werden. Nur ging die Einatmung schneller von statten, als wenn die Luft kein kohlensaures Gas enthalten hätte. Das Folgende gibt einen dieser Versuche in den Einzelheiten wieder: 153,6 ccm ($7^3/_4$ Cubikzoll) Cactus wurden nachmittags in $43^1/_2$ Cubikzoll durch Quecksilber abgesperrte Luft gebracht. Diese Luft, welche ich gleich 100 Teile setze, enthielt 74 Teile Stickgas, 19 Teile Sauerstoffgas und 7 Teile kohlensaures Gas. Nach einem Aufenthalt von 12 Stunden im Dunkeln war das Luftvolumen auf 81 Teile gesunken. Die Blätter hatten also das $1^1/_4$fache ihres Volumens eingeatmet.

/73/ Aus der Analyse der übrig gebliebenen Luft ersah ich, daß sie $13^1/_4$ Teile Sauerstoffgas und $5^1/_2$ Teile kohlensaures Gas eingeatmet hatten. Sie hatten also die beiden Gase in demselben Verhältnis oder $^3/_4$ von dem einen und $^3/_4$ von dem anderen eingeatmet. Nach dieser Einatmung waren sie gesättigt; bei einem längeren Aufenthalt im Dunkeln vermochten sie ihre Atmosphäre nicht mehr zu verkleinern."

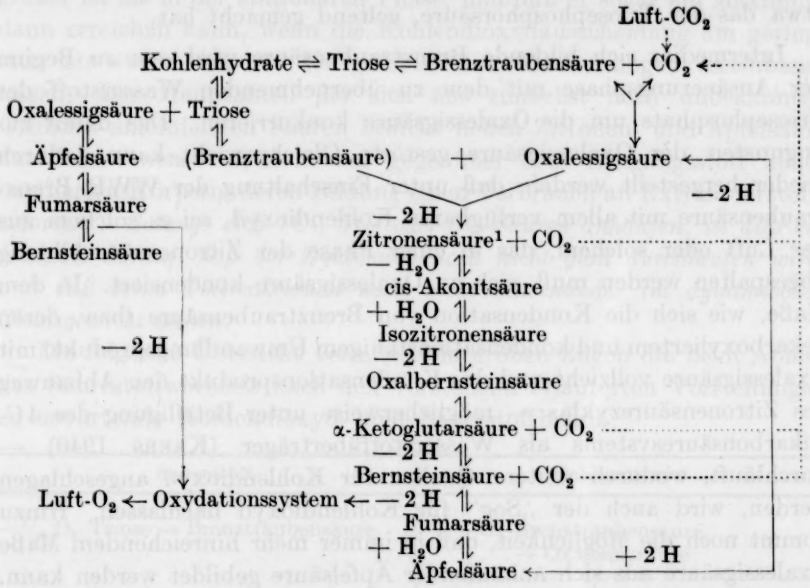
An einer anderen Stelle (S. 34) bemerkt DE SAUSSURE:

„Es ist wahrscheinlich, daß die Pflanzen in der atmosphärischen Luft ohne Dazwischenkunft des Lichtes einen Teil des kohlensauren Gases, welches sie selbst mit dem Sauerstoffgas der umgebenden Luft bilden, zersetzen."

Da diese vor 150 Jahren, mit vielleicht unzulänglichen Methoden erhaltenen Beobachtungen von DE SAUSSURE durch die neueren Befunde von BONNER und BONNER (1948) bestätigt werden, wäre es meines Erachtens nicht abwegig, den möglicherweise nicht einheitlichen Vorgang der Aufnahme von Kohlendioxyd im Dunkeln durch lebendes Gewebe mit dem Namen des großen Pflanzenphysiologen zu verbinden („DE SAUSSURE-Effekt"), mag auch dieser Forscher über das Schicksal von im Dunkeln aufgenommenem Kohlendioxyd eine weniger ausgeprägte Vorstellung gehabt haben als wir heute.

Ergänzend sei bemerkt, daß das von DE SAUSSURE durch Vakuumanwendung aus Kaktusgewebe erhaltene Gasgemisch etwa $^1/_6$ des Gewebsvolumens betrug. DE SAUSSURE gibt die Zusammensetzung dieses Gasgemisches für Gewebe am Tag mit 19% O_2 und 81% N_2, für Gewebe,

Tabelle 2. *Schematische Übersicht zum Säurestoffwechsel der Crassulaceen (unter Außerachtlassen gewisser Alternativen und offener Fragen).*



das über Nacht verdunkelt gewesen war, mit 15% O_2, 85% N_2 und 0—1% CO_2 an.

Schließlich sei erwähnt, daß das gelegentliche Auftreten von bestimmten, uns damals unerklärlichen Druckdifferenzen bei der Durchführung der in unserer V. Mitteilung (Wolf 1939b) geschilderten Gasstoffwechselversuche durch Einbeziehung von Kohlendioxyd in den Stoffwechsel erklärt werden könnte. Wir sind leider nicht in der Lage, Beispiele solcher Abweichungen anzuführen, da die Protokolle während des Krieges verlorengegangen sind.

Unter Annahme einer Beteiligung der WWR und des Zitronensäurezyklus könnte für die im Säurestoffwechsel der Crassulaceen ablaufenden Vorgänge das Schema in Tabelle 2 vorgeschlagen werden. Zu dessen Erläuterung sei folgendes bemerkt:

Als Wasserstoffakzeptor bei der Oxydation von Triosephosphat über Phosphoglyzerinsäure zu Brenztraubensäure dürfte Oxalessigsäure fungieren (Green, Needham und Dewan 1937), die dabei in Äpfelsäure übergeht. Von letzterer wird der Wasserstoff nach Szent-Györgyi über Fumarsäure und Bernsteinsäure und schließlich über ein Oxydationssystem (unter anderem möglicherweise das Warburg-Keilin-System) der Endoxydation mit dem Sauerstoff der Luft als Akzeptor zugeführt. Es seien in diesem Zusammenhang nicht die Bedenken

[1] Vgl. Bemerkung S. 515.

verschwiegen, die MARTIUS (1939a) gegen die Dehydrierbarkeit der Äpfelsäure bei Gegenwart eines negativeren Dehydrasensystems, wie etwa das der Triosephosphorsäure, geltend gemacht hat.

Intermediär sich bildende Brenztraubensäure wird nun zu Beginn der Ansäuerungsphase mit dem zu übernehmenden Wasserstoff des Triosephosphats um die Oxalessigsäure konkurrieren. Das damit zuungunsten der Oxalessigsäure gestörte Gleichgewicht kann dadurch wieder hergestellt werden, daß unter Einschaltung der WWR Brenztraubensäure mit allem verfügbaren Kohlendioxyd, sei es solchem aus der Luft oder solchem, das in einer Phase der Zitronensäurebildung abgespalten werden muß, sich zu Oxalessigsäure kondensiert. In dem Maße, wie sich die Kondensation von Brenztraubensäure (bzw. deren dekarboxyliertem und kondensationsfähigem Umwandlungsprodukt) mit Oxalessigsäure vollzieht und das Kondensationsprodukt den Abbauweg des Zitronensäurezyklus — möglicherweise unter Beteiligung des 4C-Dikarbonsäuresystems als Wasserstoffüberträger (KREBS 1940) — durchläuft, wodurch weitere Quellen für Kohlendioxyd angeschlagen werden, wird auch der „Sog" für Kohlendioxyd nachlassen. Hinzu kommt noch die Möglichkeit, daß in immer mehr hinreichendem Maße Oxalessigsäure aus sich anhäufender Äpfelsäure gebildet werden kann. Ist dann mit dem Erreichen der stationären Phase, in welcher Bildung und Abbau der Säuren im (dynamischen) Gleichgewicht stehen, das Säurereservoir aufgefüllt, so ist die Bilanz ausgeglichen, d. h. die Kohlendioxydproduktion ist so groß geworden, daß ebensoviel Kohlendioxyd ausgeschieden wie Sauerstoff verbraucht wird.

Anfangs dominiert also in der Kohlendioxydbilanz der Verbrauch an Kohlendioxyd für die Bildung von Oxalessigsäure aus Brenztraubensäure. In dem Maße, wie dieser CO_2-verbrauchende Weg schwächer benutzt und der Zyklusweg völlig beschritten wird, nähert sich der Atmungsquotient (RQ) dem Wert 1. Aussagen darüber zu machen, ob das Ausmaß oder die Geschwindigkeit der Säureanhäufung in einer mit Kohlendioxyd angereicherten Atmosphäre oder beide vergrößert werden, können aus den von BONNER und BONNER (1948) veröffentlichten Daten noch nicht mit Gewißheit abgeleitet werden. Da indes nach unseren Erfahrungen angenommen werden kann, daß abgesäuertes Blattmaterial bei $+3^0$ C im Dunkeln nach 2 Tagen noch nicht die stationäre Phase erreicht hat, ist zu vermuten, daß mindestens die Geschwindigkeit der Säureanhäufung durch den Einfluß einer erhöhten CO_2-Konzentration vergrößert wird. Vielleicht darf auch die Beobachtung von DE SAUSSURE (1804), daß die Einatmung in einer mit Kohlendioxyd angereicherten Atmosphäre schneller vonstatten geht als in normaler Luft, in diesem Sinne verstanden werden.

Der Befund, daß der Sauerstoffverbrauch in der Ansäuerungsphase größer ist als in der stationären Phase, und daß er sogar ein Maximum dann erreichen kann, wenn die Kohlendioxydausscheidung am geringsten ist, würde sich mit den geschilderten Anschauungen vereinbaren lassen. Der Hauptanteil der sich aus zunächst noch unbekannten Gründen anhäufenden Säuren besteht neben Zitronen- und Äpfelsäure aus Isozitronensäure, d. h. aus gegenüber dem Ausgangsstoff höher oxydierten Körpern, deren Bildung einen Verbrauch an Extrasauerstoff[1] erfordert. *Solange sich 4C-, 5C- oder 6C-Säuren anhäufen, ist dies ein Hinweis darauf, daß der Zyklusweg noch nicht glatt durchlaufen wird, und daß seine Teilreaktionen noch nicht miteinander im dynamischen Gleichgewicht stehen.*

Die folgende Übersicht vermittelt in groben Zügen die beim Ablauf des Säurestoffwechsels nach den vorstehend erläuterten Vorstellungen zu erwartende Kohlendioxyd- und Sauerstoffbilanz:

Sauerstoff	Kohlendioxyd
$-{}^1/_2\ O_2$ Triose → Brenztraubensäure	$-\ CO_2$ Brenztraubensäure → Oxalessigsäure
$-{}^1/_2\ O_2$ Brenztraubensäure + Oxalessigsäure: Kondensation zu Zitronensäure	$+\ CO_2$ Brenztraubensäure + Oxalessigsäure: Kondensation zu Zitronensäure
$-{}^1/_2\ O_2$ Isozitronensäure → Oxalbernsteinsäure	$+\ CO_2$ Oxalbernsteinsäure → α-Ketoglutarsäure
$-{}^1/_2\ O_2$ α-Ketoglutarsäure → Bernsteinsäure	$+\ CO_2$ α-Ketoglutarsäure → Bernsteinsäure
$-{}^1/_2\ O_2$ Bernsteinsäure → Fumarsäure	
$-{}^1/_2\ O_2$ Äpfelsäure → Oxalessigsäure	
$-\ 3\,O_2$	$+\ 3CO_2$

IV.

A. Es soll nun versucht werden, diese Vorstellungen an Hand des bisher einzigen, analytisch wenigstens zum Teil unterbauten Versuches (Wolf 1939a) zu überprüfen, in dem Stücke von an der Pflanze abgesäuerten Blättern von *Bryophyllum calycinum* bei 7—8° C verdunkelt aufbewahrt worden waren.

Das Blattmaterial war untypischerweise fast völlig entsäuert, und es darf vermutet werden, daß ein etwaiger Überschuß an den in ausgewachsenen Blättern im allgemeinen in beachtlicher Menge (Pucher und Mitarbeiter 1947c) vorhandenen Basen wohl vorwiegend als Phosphat oder Karbonat vorlag. In letzterem Falle würde ein Reservoir für Kohlendioxyd vorliegen, das möglicherweise im Verlaufe der nächtlichen Ansäuerung entleert wird und dann zu falschen Vorstellungen über die Menge von während dieser Ansäuerungszeit aus organischem

[1] Unter Extrasauerstoff verstehen wir in diesem Zusammenhang die Sauerstoffmenge, welche die im ausgeschiedenen Kohlendioxyd enthaltene Sauerstoffmenge übersteigt.

Material abgespaltenem Kohlendioxyd führen kann. Wir haben diese mögliche, für unsere Vorstellungen grundsätzliche wesentliche Fehlerquelle — ebenso wie auch die anderen Forscher auf diesem Gebiete — bisher nicht berücksichtigt, wollen aber hier doch auf sie hinweisen, da wir die Größe der Unsicherheit nicht angeben können, mit der unsere diesbezüglichen Werte für die Kohlendioxydausscheidung belastet sind. An freiem und an durch Säure austreibbarem Gesamtkohlendioxyd nahm (WOLF 1931) abgesäuertes Blattgewebe von *Bryophyllum calycinum* und von *Sempervivum glaucum* während der nächtlichen Ansäuerung um etwa 0,2 mmol/100 g Frischgewicht ab.

In den ersten Etappen des Stoffwechsels ergibt sich, daß bei völlig sistierter CO_2-Ausscheidung und kräftigem Extra-O_2-Verbrauch die Mengen vor allem an unbekannter Säure, in bedeutend schwächerem Ausmaß auch die an Zitronensäure und Äpfelsäure[1], überaus stark zunehmen. Wir hatten seinerzeit (WOLF 1939a) die für die Bildung dieser Säuren aus Zucker erforderlichen Sauerstoffmengen berechnet unter der Voraussetzung, daß Äpfel- und Zitronensäurebildung ohne CO_2-Ausscheidung verlaufen, wobei also aller Glukosekohlenstoff in Säurekohlenstoff übergeht. Aus der dann noch für die Bildung der Menge an „unbekannter Säure" zur Verfügung stehenden Sauerstoffmenge (0,45—0,55 mmol für 1 mäquival Säure) hatten wir bereits geschlossen (WOLF 1939a), *daß die „unbekannte Säure" eine Substanz sein müsse, die im Oxydationsgrad der Zitronen- und Äpfelsäure vergleichbar sei.* Das hinreichende Aufgehen der Kohlenstoffbilanz (WOLF 1938a) war ein Hinweis dafür, daß in den sich anhäufenden Säuren das Verhältnis zwischen Anzahl der Gesamt-C- und der Karboxyl-C-Atome etwa oder gleich 2 sein müsse. In der Bestätigung unserer Schlüsse durch die bald darauf erfolgte Identifizierung der „unbekannten Säure" als Isozitronensäure durch PUCHER (1942) und NORDAL (1942) dürfen wir einen weiteren Hinweis auf die Zulässigkeit unserer Berechnungsweise erblicken.

Die weitere Verfolgung der Vorgänge im angezogenen Beispiel weist nun aber deutlich darauf hin, daß — sofern nicht Störungen, etwa

[1] Es ist sehr auffällig, daß die analytisch nach PUCHER, VICKERY und WAKEMAN bestimmten Mengen an Äpfelsäure in unserem Versuch überaus dicht bei der durch Messung der optischen Drehung in Gegenwart von Uranylazetat bestimmten Menge an „l-Äpfelsäure" liegen, und zwar deshalb auffällig, weil die gleichzeitig anwesende und mengenmäßig vorherrschende „Isozitronensäure" rechtsdrehend ist. Zwar ist uns nicht bekannt, ob deren optische Drehung durch Uranylazetat ebenfalls gesteigert wird, doch ist dies auf Grund der unter Drehungsumkehr (PUCHER, ABRAHAMS und VICKERY 1948a) erfolgenden Drehungssteigerung durch Ammoniummolybdat (PUCHER 1942) wohl zu vermuten. Die Verhältnisse werden noch dadurch kompliziert, daß Isozitronensäure als γ-Oxysäure leicht unter Umkehr der optischen Drehungsrichtung in sein Lakton übergehen kann. Unter diesen Bedingungen sind deshalb Aussagen über Gehalte an den beiden optisch aktiven Säuren auf Grund der Bestimmung der optischen Drehung nicht möglich.

durch Laktonbildung (Franzen und Ostertag 1922; Pucher und Vickery 1942), den wahren Sachverhalt verdecken — der Chemismus des Säurestoffwechsels mit dessen Ablauf sich ändert; denn die Säurezunahme wird vorübergehend abgestoppt, wie wir (Wolf 1938a) es schon früher gelegentlich beobachtet hatten, und der Säuregehalt nimmt erst in der letzten beobachteten Etappe, zugleich mit der nun einsetzenden CO_2-Ausscheidung, wieder kräftig zu. Wir haben seinerzeit diese Beobachtung an Hand der Extra-O_2- und Säurebilanz diskutiert und in ihrer Bedeutung herausgestellt. Es soll nunmehr geprüft werden, inwieweit die Beobachtungstatsachen mit unseren neuerlichen Annahmen übereinstimmen.

Der Gehalt an „unbekannter Säure", die in den Stadien I—III als Isozitronensäure angesehen werden darf, verändert sich in den Stadien III—V praktisch nicht[1]. Der gleichzeitige Verbrauch an Extrasauerstoff ist aber weitaus größer als er für die in diesen Stadien festgestellte Zitronen- und Äpfelsäureanhäufung erforderlich wäre. Aus dieser Diskrepanz müßte geschlossen werden, daß im Verlauf der Stadien III—V *die „unbekannte Säure" nicht im ganzen als Isozitronensäure liegen bleibt, sondern* etwa auf dem Wege des Zitronensäurezyklus *in höher oxydierte Säuren übergeht.* Für die Prüfung der sich logischerweise eröffnenden anderen Möglichkeit, daß nämlich andere, nicht karboxyl-C-haltige Verbindungen unter Extra-O_2-Verbrauch sich anhäuften, fehlen uns zur Zeit noch entsprechende Unterlagen.

Die Extra-O_2-Säurebilanz je 100 g Frischgewicht ergibt in dieser Etappe (Stadium III—V) folgendes Bild:

Anhäufung an Gesamtsäure	2,71 mäquival
„ „ Äpfel- + Zitronensäure	2,71 „
„ „ unbekannter Säure	— „
Verbrauch[2] an Extra-O_2 für die Bildung von 2,71 mäquival Äpfel- + Zitronensäure aus Glukose	1,35 mmol
Verfügbare Menge an Extra-O_2 für die Umwandlung der unbekannten Säure	1,36 mmol

Da im Stadium III 7,3 mäquival an unbekannter Säure (hier noch Isozitronensäure) je 100 g Frischgewicht vorliegen, stünden demnach 0,187 mmol Sauerstoff für die Umwandlung von 1 mäquival zur Verfügung.

Für einen vollständigen Übergang der in Stadium III vorliegenden Menge an Isozitronensäure in Säuren etwa vom Typ der Oxalbernsteinsäure oder der Oxalessigsäure (Virtanen und Laine 1938) und bei sofortigem Wiedereinbezug von dabei abgespaltenem Kohlendioxyd in

[1] Über Einteilung der Ansäuerungsphase in Stadien siehe Wolf 1939a.

[2] Berechnet unter der Voraussetzung, daß etwa intermediär abgespaltenes Kohlendioxyd sofort wieder in den Säurestoffwechsel einbezogen wird.

den Stoffwechsel würde ein Verbrauch von 0,166 bzw. 0,25 mmol Extrasauerstoff je 1 mäquival Isozitronensäure erforderlich sein, Beträge also, die in der Größenordnung der berechneten (0,187) liegen. Ohne uns in weiteren Spekulationen über die Möglichkeit des Entstehens solcher höher oxydierter Produkte zu ergehen, sei doch noch der Blick auf die von MARTIUS und MAUÉ (1941) in anderem Zusammenhang untersuchte (+)-Oxyzitronensäure bzw. die α-Keto-β-oxyglutarsäure gelenkt, welch letztere unter Dehydrierung und Dekarboxylierung direkt zu Äpfelsäure abgebaut werden könnte. Für die Umwandlung der Zitronensäure in Oxyzitronensäure wären ebenfalls 0,166 mmol Sauerstoff/mäquival Säure erforderlich. Askorbinsäure, die durch eine der an der C=C-Doppelbindung haftenden enolischen OH-Gruppen einen durch die in Konjugation stehende CO-Gruppe noch verstärkten sauren Charakter besitzt, wurde in unseren Pflanzen nur in Mengen von weniger als 1 mmol je 100 g Frischgewicht angetroffen (WOLF 1938b).

Aus dem spärlich vorhandenen Beobachtungsmaterial vermögen wir präzisere Angaben nicht herauszulesen. Immerhin erscheint es wichtig genug zu zeigen, daß unsere Vorstellungen mit den Beobachtungen zunächst nicht in Widerspruch zu stehen brauchen, und daß es gewiß lohnend wäre, in *Bryophyllum*-Blättern, die verschieden lange Zeiten bei niederer Temperatur verdunkelt aufbewahrt worden waren, nach eventuellen Umwandlungsprodukten der Isozitronensäure zu suchen. PUCHER und Mitarbeiter (1947c) haben zwar auch schon die Veränderungen des Gehaltes an organischen Säuren in abgeschnittenen (allerdings in Wasser eingestellten), eben ausgewachsenen Blättern von *Bryophyllum calycinum* bei niederer Temperatur[1] im Dunkeln verfolgt; da aber auch sie (PUCHER und Mitarbeiter 1947a) in diesen Versuchen

[1] PUCHER und Mitarbeiter (1947c) fanden in Übereinstimmung mit WOLF (1931), daß die Lage der Reaktionsgleichgewichte bis herab zu + 9° C temperaturabhängig ist, daß aber hier eine Begrenzung derart besteht, daß bei weiterer Temperatursenkung bis in die Nähe des Gefrierpunktes des Wassers (z. B. + 1° C) sich die Gesamtsäure nicht stärker anhäuft. Diese Beobachtung ist weniger überraschend, wenn man bemerkt, daß zwischen Säureanhäufung und Stärkehydrolyse ein enger Zusammenhang besteht (WOLF 1938a), kaum aber zwischen ersterer und dem Gehalt an löslichen Zuckern. Daraus geht hervor, daß, wenn schon bei + 9° C der Stärkevorrat unter Säurenanhäufung praktisch völlig erschöpft wird, nicht erwartet werden darf, daß bei tieferer Temperatur noch mehr an Gesamtsäure angehäuft werden könne. Weiterhin ist aber daran zu erinnern, daß diese überaus starke und anhaltende Säureanhäufung bei niederer Temperatur zu einer anomal starken Anspannung des Puffersystems der Zelle und schließlich sogar zu letalen Schädigungen führt (WOLF 1939a). Es liegt nahe, anzunehmen, daß bereits mit der Annäherung der Säurekonzentration an diesen letalen Bereich die plasmatische Struktur und damit auch die beteiligten Enzymsysteme mit der Folge eines abweichenden Stoffwechselverhaltens beeinflußt werden. Zu den Befunden von PUCHER und Mitarbeiter (1948b), daß Stärke nicht die einzige mögliche Quelle des Säurekohlenstoffs sei, verweisen wir auf die Kohlenstoffquelle, die unter Beteiligung der WWR das Kohlendioxyd der Luft darstellen kann.

offensichtlich Isozitronensäure lediglich als Differenz zwischen Gehalt an Gesamtsäure und Summe von Äpfel- und Zitronensäure ermittelt haben, können ihre Befunde für die endgültige Entscheidung unserer Frage ebensowenig herangezogen werden wie die unsrigen. Im übrigen lassen diese amerikanischen Autoren die wünschenswerte Vorsicht und Zurückhaltung bei der Gleichsetzung von Isozitronensäure mit der „unbekannten Säure" walten. Die Versuche von BONNER und BONNER (1948), in denen Isozitronensäure wirklich bestimmt wurde, sind vor allem bei der gewählten, sehr niederen Temperatur (+ 3° C) zu kurzfristig, als daß das in Frage stehende kritische Stadium erreicht werden konnte.

Wir haben nun noch die im letzten Versuchsabschnitt (Stadium V bis VI) des angezogenen Beispiels ablaufenden Vorgänge zu betrachten.

Die Extra-Sauerstoff-Säure-Bilanz ergibt:

Gesamtsäurezunahme	28,5	mäquival	/100 g
Zunahme an Äpfel- + Zitronensäure	13,8	„	100 g
Zunahme an unbekannter Säure	14,7	„	100 g
Extrasauerstoffaufnahme	3,37	mmol	

Die Betrachtung wird offensichtlich dadurch erschwert, daß die Verhältnisse in dieser Phase durch die einsetzende Kohlendioxydausscheidung und den fortlaufend ansteigenden Atmungsquotienten komplizierter und unübersichtlicher werden. Bemerkenswert ist, daß die zur Verfügung stehende Menge an Extrasauerstoff nach der bisherigen Berechnungsweise keinesfalls ausreichen würde, um die analytisch bestimmten Zunahmen an Äpfel- und Zitronensäure entstehen zu lassen. Einen Weg, diese Schwierigkeit zu umgehen und sogar die Diskrepanz zu beseitigen, sehen wir in folgender Annahme, die wir früher (WOLF 1939a) bereits kurz diskutiert hatten:

Bei der Betrachtung der vorangehenden Etappe (Stadium III—V) gelangten wir zwanglos zu der Vorstellung, daß sich höher oxydierte Verbindungen anhäuften, wobei wir in erster Linie an Säuren von höherem Oxydationsgrad dachten, als sie der Typ Äpfel- und Zitronensäure darstellt. Sollte dies richtig sein, dann dürfte vermutet werden, *daß in der letzten Phase* (Stadium V—VI) *diese angenommenen hochoxydierten Säuren als Wasserstoffakzeptoren auftreten und sich mit ihrem ganzen oder teilweisen C-Gerüst an der* in diesem letzten Versuchsabschnitt beobachteten *Bildung* und Anhäufung *von Äpfel-, Zitronen- und unbekannter Säure beteiligen.* Daß auch diese Annahme nicht abwegig ist, ergibt sich aus der für den zusammengefaßten Versuchsabschnitt (Stadium III—VI) aufgestellten Extra-Sauerstoff-Säure-Bilanz:

Zunahme an Gesamtsäure	31,2	mäquival	/100 g
Zunahme an Äpfel- + Zitronensäure	16,5	„	100 g
Zunahme an unbekannter Säure	14,7	„	100 g
Extra-O_2-Verbrauch für Äpfel- und Zitronensäurebildung	8,25	mmol	100 g
Gesamt-Extra-O_2-Aufnahme	12,9	„	100 g
Extra-O_2 verfügbar für die Bildung unbekannter Säure	4,65	„	100 g

Für die Bildung von 1 mäquival unbekannter Säure aus Glukose würden in diesem zusammengefaßten Versuchsabschnitt (Stadium III bis VI) also 0,32 mmol Sauerstoff zur Verfügung stehen, d. h. also eine Menge, die bei dem überschlagsmäßigen Charakter dieser Berechnung unseres Erachtens hinreichend in die Größenordnung der für die Bildung der in Frage kommenden Säuren erforderlichen Sauerstoffmengen fällt.

B. Für eine ähnliche Überprüfung der Absäuerungsphase, wie wir sie eben bei der Ansäuerungsphase durchführten, besteht leider keine Möglichkeit, da die hierfür benötigten Werte des Gasstoffwechsels bei dem beschriebenen Versuch nicht veröffentlicht wurden und die Unterlagen im Kriege verlorengegangen sind. Wir beschränken uns deshalb auf kleinere Ergänzungen zu unseren früheren (WOLF 1938a, 1939a) Äußerungen.

Wir hatten (WOLF 1938a) auf Einwände BENNET-CLARKs (1933b) hin erläutert, daß bei einer unter Resynthese von 3C-Spaltprodukten zu Kohlenhydraten verlaufenden Absäuerung nach unserer Vorstellung (vgl. Schema WOLF 1931) sehr hohe Atmungsquotienten theoretisch möglich seien; *Äpfelsäure z. B. könnte gemäß angeschlossener Reaktionsfolge ohne Beteiligung der WWR mit einem RQ von* ∞ *verschwinden*, sofern nicht nach Maßgabe der Beteiligung von Endoxydationsvorgängen, die die Energie für diese Resynthese liefern, der meßbare RQ-Wert wesentlich erniedrigt würde.

$$\textit{Äpfelsäure} \underset{}{\overset{-2\,H}{\rightleftarrows}} \text{Oxalessigsäure}$$

$$\Big\Downarrow$$

$$\underbrace{\textit{Äpfelsäure} + \text{Brenztraubensäure}}_{\Big\Downarrow} + \textit{CO}_2$$

$$\text{Oxalessigsäure} + \textit{Triose} \rightarrow \text{KH}$$

$$\Big\Downarrow$$

$$\underbrace{\textit{Äpfelsäure} + \text{Brenztraubensäure}}_{\Big\Downarrow} + \textit{CO}_2$$

$$\text{Oxalessigsäure} + \textit{Triose} \rightarrow \text{KH}$$

$$\Big\Downarrow$$

usw.

Würde Bernsteinsäure auf diesem *Resynthese*-Weg verarbeitet, so ließe sich ein RQ-Wert von 2 berechnen, für Isozitronensäure ergäbe sich ebenfalls der Wert 2, während die *Verbrennung* der Isozitronen- und der Äpfelsäure im Zitronensäurezyklus RQ-Werte von 1,33 bedingte. Wir erachten die bisher bestimmten RQ-Werte in hinreichender Übereinstimmung mit den auf Grund der Theorie berechneten.

V.

Wir hoffen mit der Besprechung der Ergebnisse dieses Versuches gezeigt zu haben, daß es unter Annahme des Ablaufs der WWR und des Zitronensäurezyklus von KREBS, sowie von MARTIUS und KNOOP

besser als bisher möglich sei, den Chemismus des Crassulaceen-Säurestoffwechsels zu verstehen. Es muß indes betont werden, daß diese Annahme noch experimentell genügend unterbaut werden muß, und daß wir trotz der schönen und ermutigenden Beobachtungen von BONNER und BONNER (1948) über das regulierende Prinzip für die „Umschaltung" immer noch gar nichts Definitives aussagen können, wenn auch mehrere Vermutungen ausgesprochen wurden und weiterer Prüfung harren.

BONNER und BONNER (1948) vermuten eine Steuerung über einen möglicherweise sich diurnal verändernden Kohlendioxydgehalt des interzellularen Gasgemisches. Diese Konzeption erscheint unter Einbezug der WWR überaus bestechend; inwieweit ihre Voraussetzungen indes gegeben sind, steht noch offen. Nach den Befunden von WILLAMAN und BROWN (1930) an Apfelzweigen häuft sich zweifellos Kohlendioxyd beim Abkühlen des Gewebes vorübergehend darin an; die späterhin bei unveränderter niederer Temperatur erfolgende Verminderung der gespeicherten Kohlendioxydmenge ist dann möglicherweise auf eine im Gefolge der Abkühlung eintretende Ansäuerung zurückzuführen, die mit der Kohlendioxydanhäufung in kausaler Wechselbeziehung steht und gegenüber dieser verzögert erfolgt. Der an sich so plausiblen Vorstellung einer ausgesprochenen Armut des belichteten Gewebes an Kohlendioxyd in freier oder gelöster Form stehen zunächst noch die Angaben von SHAFER (1938) entgegen, daß aus belichteten Blättern ein an Kohlendioxyd reicheres Gas als aus verdunkelten Blättern herausgesaugt werden kann (vgl. auch S. 512).

BENNET-CLARK (1932, 1933b) findet die Steuerung des Säurestoffwechsels in Übereinstimmung mit dem Prinzip von LE CHATELIER, sieht die Ursache für die Säuregehaltsschwankungen in einer veränderlichen bzw. relativen Aktivität der die Säurebildung und den Säureabbau katalysierenden Enzymsysteme und hat ferner (BENNET-CLARK 1932) auf die endogene diurnale, nicht oder kaum (BENNET-CLARK 1933b) von einer solchen des Säuregehalts begleiteten Rhythmik der Kohlendioxydausscheidung aufmerksam gemacht. Durchsichtiger sind entsprechende Beobachtungen von BUTKEWITSCH und FEDOROFF (1930) an *Mucor stolonifer*, wobei ein wellenförmiger zweigipfliger Verlauf der Kohlendioxydausscheidung sich dadurch ergab, daß anfangs eine starke Zuckervergärung unter Säurebildung ablief, und daß mit der Erschöpfung des Zuckervorrates die Kohlendioxydausscheidung absank und anschließend durch Abbau der vorher gebildeten und angehäuften Säuren zu einem vorübergehenden zweiten Gipfel anstieg.

WOLF (1938a) hat diese endogene Rhythmik der Kohlendioxydausscheidung im Dunkeln bestätigt und das gegensätzliche Verhalten von organischen Säuren und Stärke in Abhängigkeit von der Temperatur betont; er hat weiterhin versucht, durch diurnale Veränderungen

in der Aktivität bestimmter Fermentsysteme, vor allem der Karboxylase, die Steuerung des Säurestoffwechsels zu erklären. Hierbei liegt es jetzt vor allem nahe anzunehmen, daß das Gleichgewicht der Reaktion: Oxalessigsäure ⇌ Brenztraubensäure + Kohlendioxyd besonders temperaturabhängig sei, und zwar derart, daß es mit sinkender Temperatur nach links verschoben würde. Messungen des Gasstoffwechsels (WOLF 1939b) an Blattgewebe von *Bryophyllum calycinum* in Gegenwart von Pyruvinat ließen in der Ansäuerungsphase und in der stationären Phase (nicht aber in der Absäuerungsphase) deutliche Wirkungen von zugesetztem Vitamin B_1 in Richtung auf eine „Normalisierung" des Stoffwechsels (unter Erhöhung des RQ-Wertes) erkennen (vgl. auch KREBS und EGGLESTON 1940). Neuere Befunde von OCHOA und Mitarbeitern (1947), LICHSTEIN und UMBREIT (1947) sowie SHIVE und ROGERS (1947) lassen in Biotin einen Wirkstoff erkennen, der bei den Karboxylierungen und vielleicht auch bei den hier behandelten Vorgängen eine wesentliche Rolle spielt. Darüber hinaus bestehen noch weitere innige Wechselbeziehungen zwischen Säurestoffwechsel und „Wuchsstoffen". Nach NOVELLI und LIPMANN (1947) ist Pantothensäure in chemischer Bindung mit Phosphorsäure, Adenin und Pentose als „Co-Enzym A" das Co-Ferment der Azetylierungen; damit kommt ihr eine besondere Bedeutung für jene Reaktion im Zitronensäurekreislauf zu, in der vermutlich eine aktivierte Essigsäure sich mit Oxalessigsäure kondensiert. In einem leistungsfähigen Stoffwechsel muß eine wesentliche Voraussetzung für den Ablauf von Wachstumsvorgängen gesehen werden. Ganz in diesem Sinne ist der Befund von COMMONER und THIMANN (1941) zu werten, daß Auxin und 4C-Säuren die Atmung steigern, jedoch nur dann, wenn *beide* Stoffe in ausreichendem Maße anwesend sind. Vielleicht verhelfen uns diese Erkenntnisse in Verbindung mit den Beobachtungen von GAVRILOW (1939) über diurnale Schwankungen des Wuchsstoffgehaltes in Blättern dazu, weitere Einblicke in die noch so rätselhafte Rhythmik des Säurestoffwechsels der Crassulaceen zu erhalten.

Inwieweit es gelingt, durch tastendes Vorgehen das Rätsel der diurnalen Umsteuerung zu lösen, wird die Zukunft lehren. Es scheint zunächst wichtiger, neben dem erforderlichen Studium der beteiligten Fermentsysteme, insbesondere das der Phosphorylierungen, die stoffliche Grundlage des Crassulaceen-Säurestoffwechsels in qualitativer und quantitativer Hinsicht und unter Berücksichtigung des Gasstoffwechsels noch eingehender zu studieren. Richtungspunkte für die Forschung ergeben sich aus unserer vorstehenden Betrachtung, in der auf einige Lücken unserer Erkenntnis und auf zunächst noch nicht völlig befriedigend zu erklärende Unstimmigkeiten im vorliegenden Beobachtungsmaterial hingewiesen wurde. Wir halten es nicht für überflüssig, in

diesem Zusammenhang nochmals auf das von uns (Wolf 1939a) beim Warmlufttrocknen von sehr stark bei niederer Temperatur angesäuerten *Brypohyllum*-Blättern festgestellte Auftreten eines Duftstoffes hinzuweisen, der möglicherweise von Esternatur ist (vgl. auch Kakesita 1930) und in methodischer und bilanzmäßiger Hinsicht unter Umständen Beachtung verdient.

VI. Schlußbetrachtungen.

Die neuerkannten Reaktionsabläufe erlauben eine weitgehende Vereinheitlichung vieler bisher einander widerstrebender Ansichten. Der Abbau der Essigsäure, der bisher in einer Sackgasse endete, wurde auf genügend fundierten synthetischen Wegen weitergeführt, wobei die Grundkonzeptionen einer ganzen Reihe von Forschern (Zusammenstellung bei Hallman 1940) auf einen Nenner gebracht werden konnten. Ebenso ist auch der Übergang von 3C- zu 4C-Körpern, der bisher zu so viel spekulativem Denken Anlaß gegeben hat, in einer anscheinend befriedigenden Weise geklärt worden. Und schließlich konnte der Hauptweg des oxydativen Kohlenhydratabbaues (Atmung) als in den ersten Stufen mit dem des anaeroben Abbaues identisch und als in Pflanze und Tier gleicherweise möglich erkannt werden. Die direkte Glukoseoxydation durch Glukoseoxydase zu Glukonsäure hat in dem vorliegenden System keinen Platz, so daß auf Aussagen über ihre Rolle im Stoffwechsel vorerst verzichtet werden muß. Die große Reaktionsfähigkeit der sauren Intermediärprodukte, die offensichtlich in einem wesentlichen Kreuzungspunkt des gesamten Stoffwechsels stehen (Eiweißstoffwechsel: vgl. Chibnall 1939), läßt durch Verschiebung in der relativen Aktivität der ihre Umwandlung steuernden Fermentsysteme das Auftreten zahlreicher Besonderheiten und Abweichungen im Stoffwechselgeschehen verständlich erscheinen.

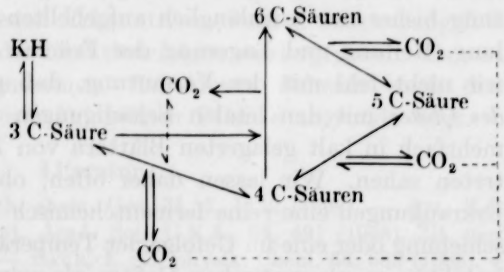
Diese Verschiebung der Reaktionsgleichgewichte (vgl. auch Bennet-Clark 1933b) *bedingt* meiner Ansicht nach *die Anomalität des Atmungsvorganges der Crassulaceen.* Letzterer unterscheidet sich danach von demjenigen gewöhnlicher Pflanzen viel eher in quantitativer als in qualitativer Hinsicht. Im übrigen sind ähnliche, lange Zeit für die Crassulaceen als charakteristisch und als auf diese Familie beschränkt angesehene diurnale Säuregehaltsschwankungen auch bei zahlreichen anderen, nichtsukkulenten Pflanzen angetroffen worden (Wolf 1931, Schwarze 1932, Pucher und Mitarbeiter 1937). Die Vermutung drängt sich deshalb auf, daß den hier für den Crassulaceen-Säurestoffwechsel geäußerten Vorstellungen eine allgemeinere Bedeutung zukommt. Die Auffassung von de Vries (1884a), daß Ansäuerung und Absäuerung zwei fortwährend und gleichzeitig vor sich gehende Prozesse seien, und daß die jeweils angetroffene Säuremenge die Resultierende aus beiden Vorgängen darstelle, würde im Prinzip mit der

unsrigen übereinstimmen. Bei zahlreichen Pflanzenarten ist das Zusammenspiel der beteiligten Reaktionen wohl derart harmonisch, daß wir nur die Anfangs- und die Endprodukte des Atmungsstoffwechsels erfassen können. *Die aus noch unbekannten Gründen bei den Crassulaceen zeitweise geminderte Abstimmung bestimmter Reaktionen aufeinander verursacht die Anhäufung einiger Zwischenprodukte in faßbarer Menge und erlaubt uns damit einen Einblick in den Ablauf des Geschehens* (vgl. WOLF 1939a). Je nach der Stelle im Stoffwechsel, an der ein temporärer oder ein permanenter Mangel an Übereinstimmung in der relativen Geschwindigkeit der aufeinanderfolgenden Reaktionen herrscht, wird sich diese oder jene Säure vorübergehend oder fortlaufend anhäufen müssen. Im Vordergrunde stehen bei der vorliegenden Betrachtung Vorgänge im Kohlenhydratstoffwechsel, doch gelten die erörterten Grundsätze gleicherweise auch für die anderen Stoffwechselsphären, die über die organischen Säuren teilweise innig miteinander und mit dem KH-Stoffwechsel verflochten sind.

Sollten die geschilderten, noch hypothetischen Vorstellungen zu Recht bestehen, sollten also der Zitronensäurekreislauf und — mindestens temporär — auch die WWR integrierende Bestandteile des pflanzlichen Kohlenhydratstoffwechsels darstellen, so würde es möglich sein, einen großen Teil der von den Nestoren unseres Forschungsgebietes geäußerten, stark voneinander abweichenden Hypothesen in ihren Kerngedanken in Einklang zu bringen und in dem neuen Vorstellungsgebäude unterzubringen. Dies umfaßt die Anschauungen, die 1. die Säure im Zuge photosynthetischer Vorgänge als Zwischenstufen in einem Reduktionsprozeß ansehen (LIEBIG 1843; BRUNNER und CHUARD 1886, 1887; BAUR 1908, 1913), 2. die organischen Säuren durch Reduktion unter Übergang in Kohlenhydrate umgewandelt sehen (MAYER 1884, 1887, 1926; BENNET-CLARK 1930), 3. die organischen Säuren allgemein als Produkte unvollständiger Oxydation (MAYER 1878; KRAUS 1883; DE VRIES 1884a, b; WARBURG 1886) betrachten und 4. vor allem auch die schon moderner anmutenden Anschauungen, die die organischen Säuren als durch schrittweise CO_2-Abspaltung entstehende und ineinander übergehende Zwischenprodukte der normalen Sauerstoffatmung auffassen (PURJEWICZ 1893; SPOEHR 1913). Daß bei dieser Wertung von jeweils geäußerten speziellen Angaben und Deutungen häufig abgesehen werden muß, versteht sich von selbst. Nicht mit unseren heutigen Vorstellungen vereinbar sind die Anschauungen, die in den hier betrachteten organischen Säuren lediglich (etwa für Neutralisations- oder Entgiftungszwecke gebildete) Neben- oder gar Abfallprodukte des Stoffwechsels sehen und auch nicht solche, die die Bedingung für die Entstehung und Anhäufung dieser Säuren in einer besonderen morphologischen Struktur sehen, worunter meist eine solche verstanden wurde, die den Sauerstoffzutritt erschwert.

Nicht nur die Anhäufung von 4C- und 6C-Säuren sondern auch der Ablauf des Zyklusweges selbst ist an die Verfügbarkeit von Sauerstoff gebunden. Bei ungenügender Sauerstoffversorgung, die durch verschiedene Mängel — solche äußerer oder innerer Art — bedingt sein kann, wird der Zyklusweg ausfallen, und der KH-Abbau dürfte die Form der alkoholischen Gärung annehmen (KAKESITA 1930). Unter energetischen Gesichtspunkten betrachtet ist eine Verwertung beschränkter Sauerstoffmengen für Reaktionen, die nur bis zur Stufe der Oxysäuren führen, völlig unökonomisch (WOLF 1931).

Das 1931 veröffentlichte Schema (WOLF 1931), mit dem wir unsere ursprüngliche Auffassung ausgedrückt hatten, erfährt durch die Erkenntnis der ausgeprägten Reversibilität offensichtlich aller beteiligten Reaktionen, durch das Auftreten der 6 C-Säuren und durch den Zitronensäurekreislauf eine gewisse Abänderung. Dem modernisierten Schema legen wir nebenstehendes Skelet zugrunde, das insofern noch einen vorläufigen Charakter trägt, als über die unmittelbaren Reaktionspartner der Oxalessigsäure bei der 6 C-Säurebildung noch keine völlige Klarheit besteht. Die Ausprägung des in den 3 Phasen verschiedenen Stoffwechselablaufs erfolgt durch Verschiebung der Reaktionsgleichgewichte.



Ohne uns auf teleologische Erörterungen einzulassen, sei doch vermerkt, *daß die hier vorgebrachten Zusammenhänge in ökologischer Hinsicht zweifellos Beachtung verdienen.* Sind die Sukkulenten in trockenem Klima darauf hingewiesen, am Tage durch Spaltenschluß ihren Wasserverbrauch einzuschränken, so müssen sie auch als unerwünschte Begleiterscheinung den Gasaustausch reduzieren. Das Vorhandensein des in Form angehäufter Säure vorliegenden Kohlenstoff- und Sauerstoffreservoirs würde ihnen einen solchen Abschluß weitgehend gestatten und ihnen ermöglichen, mit dem nur schwer zu erlangenden Kohlenstoff sparsam umzugehen. In der kühleren und feuchteren Nacht, in der eine Spaltenöffnung weniger gefährlich für den Wasserhaushalt erscheint, kann, ohne daß Kohlenstoff durch Kohlendioxydausscheidung in dem bei gewöhnlichen Pflanzen üblichen Ausmaß verschwendet wird, das Kohlenstoff- und Sauerstoffreservoir der leicht umwandelbaren organischen Säuren wieder aufgefüllt werden. Wie aus den Befunden von BONNER und BONNER (1948) hervorgeht, vermögen Crassulaceen in der Nachtzeit sogar den geringen CO_2-Gehalt der Luft recht weitgehend dadurch auszunützen, daß sie, wahrscheinlich unter Ablauf der WWR,

den CO_2-Kohlenstoff in organischer Bindung (Säurebildung) festlegen. Das Ausmaß dieser nächtlichen Bindung des CO_2-Kohlenstoffs dürfte, wie die bei Sukkulenten bedeutend stärker eingeschränkte CO_2-Ausscheidung vermuten läßt, viel erheblicher sein als bei gewöhnlichen Pflanzen (RUBEN, HASSID und KAMEN 1939). Möglicherweise hängt die Beobachtung, daß der Atmungsquotient auch der meisten normalen Pflanzen gewöhnlich etwas unter dem Wert 1 liegt, in gewissem Ausmaß mit dem Ablauf der WWR ursächlich zusammen.

Da vermutet wird (GERBER 1896; EULER 1908; CZAPEK 1925), daß in Früchten ähnliche Vorgänge wie in den sukkulenten Crassulaceen im Spiel sind, können diese neuen physiologisch-chemischen Erkenntnisse auch zur Klärung der trotz ihrer praktischen Bedeutung bisher nur unzulänglich aufgehellten Vorgänge bei der Entwicklung, Reifung und Lagerung der Früchte beitragen. Vielleicht gehen wir nicht fehl mit der Vermutung, daß gewisse *Kaltlagerkrankheiten des Obstes* mit den letalen Schädigungen verwandt sind, wie wir sie mehrfach in kalt gelagerten Blättern von *Bryophyllum calycinum* auftreten sahen. Wir lassen dabei offen, ob für das Auftreten solcher Erkrankungen eine reine fermentchemisch bedingte Gleichgewichtsverschiebung oder eine im Gefolge der Temperatursenkung sich einstellende Labilität im plasmatischen Gefüge als primäre Ursache zu betrachten sei. Die vielfach bei diesen Erkrankungen festgestellte Anhäufung von Azetaldehyd sehen wir eher als Folge der Strukturstörung an, denn wir konnten finden, daß in Stücken gesunden Apfelgewebes in Luft beachtliche Mengen von Azetaldehyd entstehen. Weiterhin darf auch erwartet werden, daß die bisher vorwiegend empirisch untersuchte *Gaskaltlagerung* von Früchten (in mit Kohlendioxyd angereicherter und an Sauerstoff verarmter Atmosphäre) durch die Kenntnis der WWR in ihren physiologischen Grundlagen aufgehellt und dann in ihrer Anwendung erleichtert und verbreitert wird.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß die WWR geeignet erscheint, neues Licht auf die Wirkung der Bodenkohlensäure und auf die Auswirkung der *Kohlensäuredüngung* zu werfen, wobei auch daran zu denken ist, daß nicht nur der Kohlendioxydkohlenstoff synthetisch verwertet werden kann, sondern daß auch, worauf Befunde von NOWIKOW (1947) hindeuten, mit der wahrscheinlich erhöhten Bildung und Anhäufung von organischen Säuren in der Wurzel der Aufschluß und die Resorption der Mineralsalze des Bodens begünstigt zu werden vermag.

Zusammenfassung.

Die vorliegenden Betrachtungen versuchen mit Hilfe moderner Vorstellungen über den intermediären Kohlenhydratstoffwechsel und unter der Annahme einer zeitweisen Verschiebung bestimmter Reaktionsgleichgewichte, den diurnalen Säurestoffwechsel der Crassulaceen als

eine Variation des normalen Atmungsstoffwechsels grüner Pflanzen zu erklären. Die bisher bestehenden Schwierigkeiten im Verstehen des Chemismus dieses Säurestoffwechsels können weitgehend durch die Annahme behoben werden, daß der Zitronensäurekreislauf von MARTIUS und KNOOP, sowie KREBS, bzw. der Trikarbonsäurezyklus von KREBS und die WOOD-WERKMAN-Reaktion integrierende Reaktionen bei Bildung und Abbau der 4C- und 6C-Säuren darstellen, wie an Hand eines Versuchsbefundes erläutert wird. Gleichzeitig muß aber vermutet werden, daß in gewissen Stadien der Ansäuerung in den Sukkulenten noch nicht nachgewiesene Säuren von höherem Oxydationsgrad als Äpfel- und Zitronensäure sich vorübergehend anhäufen. Es werden Lücken im Beweismaterial aufgedeckt und Anregungen für die weitere Forschung gegeben. Die neuen Erkenntnisse werden zusammengefaßt in einem Übersichtsschema der Reaktionsfolgen wiedergegeben. Es wird als Arbeitshypothese angenommen, daß dieses Schema auch dem Atmungsstoffwechsel der normalen grünen Pflanze zugrunde liegt.

Literatur.

ABERSON, J. H.: Ber. dtsch. chem. Ges. **31**, 2, 1432 (1898). — AJL, S.J., and C. H. WERKMAN: Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **34**, 491 (1948). Zit. nach Chem. Abstr. **43**, 2249 (1949). — BAUR, E.: Z. physik. Chem. **63**, 683 (1908). — Naturw. **1**, 474 (1913). — BENNET-CLARK, T. A.: Rep. Proc. V. Int. Bot. Congr. **1930**, 425. — Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. **20**, 293 (1932). — New Phytologist **32**, 37 (1933a); **32**, 128 (1933b). — BENSON, A., and M. CALVIN: Science (N.Y.) **105**, 648 (1947). Zit. nach Chem. Zbl. **1948 II**, 499. — BONNER, J.: Briefliche Mitteilung 1948. — BONNER, J., and W. BONNER: Amer. J. Bot. **35**, 113 (1948). — BORGSTRÖM, G. A.: Fysiogr. Sällsk. Lund Förh. **4**, 142 (1935a); **4**, 235 (1935b). — Skand. Arch. Physiol. (D.) **80**, 52 (1938). — BRUNNER, H., u. E. CHUARD: Ber. dtsch. chem. Ges. **19**, 595 (1886). — Bull. Soc. Vaud. Sci. nat. **22**, 162 (1887). — BUTKEWITSCH, W. S. u., M. W. FEDOROFF: Biochem. Z. **219**, 103 (1930). — CHIBNALL, A. C.: Protein metabolism in the plant. New Haven 1939. Zit. nach PUCHER u. Mitarb. 1947c. — COMMONER, B., and K. V. THIMANN: J. gen. Physiol. **24**, 279 (1941). — CZAPEK, F.: Biochemie der Pflanzen, Bd. 1, S. 526; Bd. 3, S. 105. Jena 1925. — EULER, H.: Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie, Teil 1. Braunschweig 1908. — FITTIG, R. u. H. E. MILLER: Liebigs Ann. **255**, 43 (1889). — FRANZEN, H., u. F. HELWERT: Z. physiol. Chem. **122**, 46 (1922). — FRANZEN, H., u. E. KEYSSNER: Z. physiol. Chem. **129**, 309 (1923). — FRANZEN, H., u. R. OSTERTAG: Z. physiol. Chem. **122**, 263 (1922). — GAVRILOW, K. J.: C. r. Acad. Sci. URSS. **22**, 365 (1939). Zit. nach PAECH 1940. — GERBER, M. C.: Ann. Sci. nat. Bot., VIII. s. **4**, 1 (1896). — GREEN, D. E., D. M. NEEDHAM and J. G. DEWAN: Biochem. J. (Brit.) **31**, 2327 (1937). — GROSS and C. H. WERKMAN: Arch. Biochem. (Am.) **15**, 125 (1947). — GUTHRIE, J. D.: Amer. J. Bot. **21**, 706 (1934). — Contr. Boyce Thompson Inst. **8**, 283 (1936). — HALLMAN, N.: Acta physiol. Scand. **2**, Suppl. 4 (1940). — HALLMAN, N., and P. E. SIMOLA: Science (N.Y.), N. s. **90**, 594 (1939). Zit. nach Ber. wiss. Biol. **60**, 171 (1943). — ILJIN, W. S.: Jb. Bot. **90**, 464 (1942). Zit. nach Ber. wiss. Biol. **60**, 424 (1943). — Gartenbauwiss. **17**, 338 (1943). — KAKESITA, K.: Jap. J. Bot. **5**, 219 (1930). — KNOOP, F., u. C. MARTIUS: Z. physiol. Chem. **242**, 1 (1936). — KRAUS, G.: Abh. naturforsch. Ges. Halle **16**, 393 (1883). — KREBS, H. A.: Biochem. J. (Brit.) **34**, 775 (1940). Zit. nach Chem. Zbl. **1941 II**, 1562. —

KREBS, H. A., and C. V. EGGLESTON: Biochem. J. (Brit.) **34**, 1383 (1940). Zit. nach Chem. Zbl. **1941 II**, 1411. — KREBS, H. A., E. SALVIN and H. A. JOHNSON: Biochem. J. (Brit.) **32**, 113 (1938). Zit. nach HALLMAN 1940. — LICHSTEIN, H. C., and W. W. UMBREIT: J. biol. Chem. (Am.) **170**, 329 (1947). Zit. nach Ber. wiss. Biol. **64**, 166 (1948). — LIEBIG, J. v.: Liebigs Ann. **46**, 66 (1843). Zit. nach CZAPEK, Bd. 1, S. 623. 1925. — LYNEN, F.: Liebigs Ann. **552**, 270 (1942). Zit. nach Ber. wiss. Biol. **61**, 280 (1943). — LYNEN, F., u. H. SCHERER: Liebigs Ann. **560**, 163 (1948). — MARTIUS, C.: In NORD-WEIDENHAGEN, Erg. Enzymforsch. **8**, 247 (1939a). — Z. angew. Chem. **52**, 223 (1939b). — MARTIUS, C., u. F. KNOOP: Z. physiol. Chem. **246**, I (1937). — MARTIUS, C., u. R. MAUÉ: Z. physiol. Chem. **269**, 33 (1941). — MAYER, A.: Landw. Vers.stat. **21**, 277 (1878); **30**, 217 (1884); **34**, 127 (1887); **51**, 336 (1899). — Jb. Bot. **65**, 636 (1926). — NELSON, E. K.: J. amer. chem. Soc. **47**, 568 (1925). — NEUBERG, C., u. PETERSEN: Biochem. Z. **67**, 63 (1914). — NORDAL, A.: Medd. norsk farmac. Selsk **5**, 129 (1942). Zit. nach PUCHER u. Mitarb. 1947c. — NOVELLI, G. D., and F. LIPMANN: J. of biol. Chem. **171**, 833 (1947). — NOWIKOW, P.: Podology **1**, 55 (1947). Zit. nach Pflanzenern. **43**, 80 (1949). — OCHOA, S., A. MEHLER, M. L. BLANCHARD, TH. JUKES, C. HOFFMANN and M. REGAN: J. biol. Chem. (Am.) **170**, 413 (1947). Zit. nach Chem. Zbl. **1948 I**, 1431. — OCHOA, S., and E. WEISS-TÁBORY: J. biol. Chem. (Am.) **159**, 243, 245 (1945). Zit. nach LYNEN u. SCHERER 1948. — PAECH, K.: Fschr. Bot. **9**, 220 (1940); **10**, 209 (1941). — PUCHER, G. W.: J. biol. Chem. (Am.) **145**, 511 (1942). — PUCHER, G. W., M. D. ABRAHAMS and H. B. VICKERY: J. biol. Chem. (Am.) **172**, 579 (1948). — PUCHER, G. W., CH. S. LEAVENWORTH, W. D. GINTER and H. B. VICKERY: Plant Physiology **22**, 1, 205, 360, 477 (1947a, b, c, d); **23**, 123, 149 (1948a, b). — PUCHER, G. W., and H. B. VICKERY: J. biol. Chem. (Am.) **145**, 525 (1942). — PUCHER, G. W., A. J. WAKEMAN and H. B. VICKERY: Plant Physiology **14**, 333 (1939). — PURJEWICZ, K.: Die Bildung und Zersetzung der organischen Säuren bei den höheren Pflanzen. Kiew 1893. Zit. nach Bot. Zbl. **58**, 368 (1893). — RUBEN, S., W. Z. HASSID and M. D. KAMEN: J. amer. chem. Soc. **61**, 661 (1939). Zit. nach Chem. Zbl. **1939 II**, 133. — DE SAUSSURE, TH.: Chemische Untersuchungen über die Vegetation. Paris 1804. Übersetzt von A. WIELER in OSTWALDS Klassiker der exakten Naturwissenschaften, Nr 15. Leipzig 1890. — SCHWARZE, P.: Planta (Berl.) **18**, 168 (1932). — SHAFER, J.: Plant Physiology **13**, 141 (1938). Zit. nach Ber. wiss. Biol. **48**, 554 (1938). — SHIVE, W., and L. L. ROGERS: J. biol. Chem. (Am.) **169**, 453 (1947). Zit. nach Ber. wiss. Biol. **64**, 166 (1948). — SIMOLA, P. E., u. H. ALAPEUSO: Enzymologia (Nd.) **9**, 241 (1941). — SPOEHR, H. A.: Biochem. Z. **57**, 95 (1913). — STEPANOW, A., u. A. KUSIN: Ber. dtsch. chem. Ges. **64**, 1345 (1931). — THUNBERG, T.: Skand. Arch. Physiol. (D.) **40**, 1 (1920). — TOENNIESSEN, E., u. E. BRINKMANN: Z. physiol. Chem. **187**, 137 (1930). — VIRTANEN, A. I., u. T. LAINE: Suomen Kemistilehti B **11**, 25 (1938). Zit. nach Chem. Zbl. **1939 I**, 1016. — DE VRIES, H.: Bot. Ztg **42**, 337 (1884a). — Versl. Med. Akad. Wetensk., Amsterdam **1**, 58 (1884b). — WARBURG, O.: Unters. Bot. Inst. Tübingen **2**, 57 (1886). — WETZEL, K.: Planta (Berl.) **15**, 697 (1931). — WETZEL, K., u. W. RUHLAND: Planta (Berl.) **15**, 567 (1931). — WIELAND, H.: Naturw. **34**, 111 (1947). — WILLAMAN, J. J., and W. R. BROWN: Plant Physiology **5**, 535 (1930). — WOLF, J.: Planta (Berl.) **15**, 572 (1931); **28**, 60, 725 (1938a, b); **29**, 314, 450 (1939a, b). — Ber. wiss. Biol. **58**, 457 (1942); **59**, 370 (1942). — WOOD, H. G., C. H. WERKMAN, A. HEMMINGWAY and A. O. NIER: J. biol. Chem. (Am.) **135**, 789 (1940).

Dr. phil. habil. JOHANNES WOLF,
Reichsforschungsanstalt für Lebensmittelfrischhaltung,
(17a) Karlsruhe, Kaiserstr. 12.

Planta, Bd. 37, S. 535—564 (1949).

ÜBER PLASMATISCHE VERERBUNG AUF POLYPLOIDEN STUFEN.

Von

LUDWIG ARNOLD SCHLÖSSER.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. Februar 1949.)

Die Frage des entwicklungsphysiologischen Zusammenspiels der beiden genetischen Elemente Kern und Plasma bei der Formbildung der Organismen ist auch heute trotz einiger Untersuchungen, die wesentliches Neuland erschlossen, noch weit von einer endgültigen Klärung entfernt. Viele Untersuchungen, die sich mit genetischen Grundfragen und im Zusammenhang damit mit entwicklungsphysiologischen Problemen befassen, stehen noch im Zeichen des Kernmonopols. Die großen Erfolge der Faktorengenetik und der Mutationsforschung mit ihren praktischen Auswirkungen in verschiedenster Richtung haben wesentlich zu dieser Entwicklung beigetragen. Dieser besonders in den anglischen Ländern gegangene Weg ist um so erstaunlicher, als bereits vor über 2 Jahrzehnten CORRENS[2, 3] und sein Schüler F. VON WETTSTEIN[19–22] den Nachweis erbrachten, daß beim Vererbungsgeschehen und damit bei allen Formbildungsvorgängen Kern und Plasma in mehr oder weniger äußerlich erkennbarer Weise beteiligt sind. CORRENS[2, 3] zeigte als erster die Grundproblematik des Kern-Plasmaproblems bei verschiedenen höheren Pflanzen auf. F. VON WETTSTEIN erschloß mit seinen in Fragestellung, Methodik und Durchführung gleicherweise genialen und klassischen Untersuchungen an den haplo-diplobiontischen Laubmoosen der modernen Genetik ein weites und fruchtbares Forschungsgebiet von gleichermaßen theoretischer wie praktischer Bedeutung. Schüler[1, 16] und Mitarbeiter beider Forscher stießen weiter in Neuland vor. RENNER[8–10] kann in mehreren Untersuchungen an verschiedenen Objekten den Nachweis erbringen, daß die Plastiden genetisch selbstständige Elemente darstellen, Plastidom genannt. MICHAELIS[6, 7] und seine Mitarbeiter DELLINGSHAUSEN[4, 5] und ROSS[11–13] berichten in einer großen Zahl von Untersuchungen über großangelegte und schon über 2 Jahrzehnte laufende Art- und Rassenkreuzungen bei der Gattung *Epilobium* und können zeigen, daß mindestens für diesen Zeitraum das „Plasma" als Ganzes ein selbständiges Element (nach F. v. WETTSTEIN das „Plasmon" als genetisch wirkendes Plasma) ist. Daneben werden wertvolle Beobachtungen über die verschiedenen Elemente des Plasmons gebracht, wie Permeabilität des Protoplasten und Peroxydaseaktivität. Über die sehr unterschiedliche Realisierungsmöglichkeit einzelner mendelistisch wohl definierter Gene und Koppelungsgruppen in verschiedenen Plasmonen berichtet SIRKS[14, 15] in mehreren Untersuchungen an *Vicia faba* major und minor. Allerdings erscheint auch hier vorerst das Plasmon als ein einheitliches, unteilbares System, das als Ganzes wirkt, Einzelelemente sind nicht faßbar. An verschiedenen Wildarten- und Rassenkreuzungen der Gattung *Lycopersicum* kann SCHLÖSSER[16] das unterschiedliche Zusammenspiel einiger Längenwuchsgene mit verschiedenen Plasmonen zeigen. Darüber hinaus wird der Nachweis erbracht, daß die Eigenschaft „osmotischer Wert" als physiologisch meßbares Merkmal genetisch weitgehend vom Plasmon her bestimmt wird. Modifikationen dieses plasmatisch gesteuerten osmotischen

Wertes können den Realisierungsgrad der einzelnen Längenwuchsgene erheblich abwandeln. Das genetisch wirkende Plasmon ist also hier die im Versuch physiologisch quantitativ faßbare Umwelt des Genes, der „Raum der Realisierung". Nur über diese im Zellinnern sich befindende „Umwelt" können Außeneinflüsse auf die Gene und ihre Realisierung Einfluß nehmen. Kriegsereignisse vernichteten dieses Material und ließen damit die Frage unbeantwortet, ob homozygote Genpaare im fremden Plasma auch über eine Zeitdauer von 10 Jahren hinaus unverändert bleiben. Auffällig ist, daß die Eigenschaft „osmotischer Wert" als meßbare Plasmonkomponente erfaßt werden konnte. Unterschiede im osmotischen Wert treten bei vielen entwicklungsphysiologischen Untersuchungen an polyploiden Reihen nach der „Becker-Schlösserschen Regel" (v. Wettstein) auf. Nach ihr fällt im allgemeinen mit steigender Genomzahl bei rein Autoploiden der osmotische Wert nach ganz bestimmten art- und sippenkonstanten Gesetzmäßigkeiten.

Im folgenden werden die Ergebnisse einiger entwicklungsphysiologischer Versuchsserien an *Beta*-Rüben gebracht. Gegenstand der Untersuchungen ist die Analyse einiger morphologischer und physiologischer Eigenschaften von reziproken F_1-Bastarden verschiedener Polyploidstufen. Leider ist das *Beta*-Material, das physiologisch zu den am besten erforschten Pflanzengruppen gehört, faktorengenetisch fast noch gar nicht bearbeitet worden. Trotzdem erscheinen diese Studien an Kulturformen der Gattung *Beta* fruchtbar, denn sie eröffnen die Möglichkeit, von einer neuen Seite her den genetischen Komplex Plasma anzugreifen, da wesentliche stoffwechselphysiologische Eigenschaften — z. B. die Fähigkeit der Zuckerspeicherung — von eben diesem Plasmon entscheidend mitgesteuert werden. Außerdem kann man nach den seit Jahrzehnten in der Zuckerrübenzüchtung entwickelten Methoden mit größeren Substanzmengen arbeiten und eine ganze Anzahl verschiedener Fragen in die Untersuchung mit einbeziehen. Bei diesen Vorteilen müssen lange Generationenfolge und geringe Kenntnis der Genetik in Kauf genommen werden.

Versuchsmaterial.

Die Untersuchungen wurden an 2n- und 4n-Stämmen bekannter Leistungsfähigkeit aus den Kleinwanzlebener Zuckerrüben (Zuchtrichtung E) und der Futterrübe Peragis rote Walze vorgenommen. Alle diese Stämme sind keine Homozygoten im strengen genetischen Sinne, was sich bei diesen Windblütlern erst in langen Inzuchtversuchen und auch dann nur unvollkommen erreichen ließe. Doch war bei den Versuchsstämmen die Variationsbreite wesentlicher Merkmale seit längerer Zeit bekannt. Die 4n-Stämme waren früher nach dem üblichen Kolchizinverfahren (Samenbehandlung) hergestellt worden und morphologisch und zytologisch auf Genomkonstanz geprüft. Alle Versuche wurden nach den im Rübenversuchswesen üblichen bewährten Verfahren durchgeführt. Über die morphologischen Verhältnisse der bearbeiteten polyploiden Reihen wurde teilweise früher berichtet[17, 18].

Reziproke Kreuzungen mit Diploiden.

Läßt man Zucker- und Futterrüben gemeinsam in einer Isolierkammer eines Hanfstreifens abblühen, so erhält man, wenn die beiden Kreuzungspartner in ihrem Blühablauf aufeinander abgestimmt werden, im günstigsten Fall bis zu 95% Bastardsamen. Sippenunterschiede spielen neben noch nicht kontrollierbaren Außenfaktoren eine wesentliche Rolle bei der Höhe des Bastardierungsgrades bei diesen meist fremdbefruchtenden Windblütlern (SCHWANITZ). Es läßt sich mit dieser Methode eine größere Menge Kreuzungssaatgutes gewinnen, was bei einer mühevollen individuellen Kreuzung der einzelnen Blüten nicht möglich sein würde. Ein wechselnder Prozentsatz phänotypisch nicht erkennbaren Selbstungssaatgutes muß mit in Kauf genommen werden. Da man schon auf frühen Entwicklungsstadien Homozygoten von Heterozygoten unterscheiden kann, bekommt man bei einer Aussaat von 6 statt normalerweise 3 Knäulen je Pflanzloch einen lückenlosen Bestand. Verzogen wird erst spät, wenn sich alle Keimpflanzen gut entwickelt haben, auf die stärkste Bastardpflanze.

Die keimungsbiologische Analyse der Kreuzungen Zuckerrübe (Zu) × Futterrübe (Fu) und Fu × Zu zeigte weder im Laboratoriumsversuch noch auf dem Versuchsfeld im Hinblick auf Triebkraft und Keimprozent statistisch gesicherte Unterschiede. Einige der wichtigsten morphologischen Eigenschaften des Saatgutes dagegen wie Knäuelgestalt und -größe, 1000-Knäuelgewicht bzw. Knäuel im ganzen werden meist von der Mutter her beeinflußt.

Während der ganzen Vegetationszeit ist der allgemeine Wuchs bei beiden F_1-Generationen intermediär. Bei genauer Beobachtung lassen sich allerdings, wenn auch oft nur für die Dauer von wenigen Tagen, deutliche Reziprokenunterschiede feststellen, die dann im Laufe weiterer Entwicklung ebenso schnell wieder abklingen, wie sie aufgetreten sind. Es besteht kein Zweifel, daß im geeigneten Entwicklungsstadium oder zu einem physiologisch bedeutsamen Augenblick — z. B. bei starker Welkung — verschiedene solcher plasmatischer Unterschiede statistisch gesichert erfaßt werden können. Bei der Bearbeitung reziproker F_1-Generationen verschiedener Objekte war kein Fall, bei dem nicht plasmatisch bestimmte Verschiedenheiten zeitweise äußerlich erkennbar gewesen wären. Oft ist es im Experiment möglich, ohne große Schwierigkeiten durch geeigneten Wandel der äußeren Umweltsbedingungen solche Unterschiede der F_1-Generationen sichtbar werden oder verschwinden zu lassen. Bei dem vorliegenden *Beta*-Rübenmaterial ist die Variationsbreite der phänotypischen Modifizierbarkeit verschieden und wurde nur in wenigen Versuchsserien geprüft.

Zu den Merkmalen, die im Laufe der Individualentwicklung zeitweise oder dauernd Unterschiede in beiden F_1-Generationen aufweisen,

gehört die Gestalt des Rübenkörpers. Bei der im Boden wachsenden Zuckerrübe entsteht der Rübenkörper allein aus dem sekundären Dickenwachstum der Primärwurzel, während bei der zu etwa $^3/_4$ über dem Boden wachsenden walzenförmigen Futterrübe der Rübenkörper in erster Linie aus dem in die Dicke wachsenden Hypokotyl entsteht, während die Primärwurzel nur am unteren Drittel der Rübe beteiligt ist.

Bei der Kreuzung Fu × Zu beginnt die Entwicklung des Wurzelkörpers etwa 10—14 Tage früher als bei der umgekehrten Kombination Zu × Fu. Dieser Vorsprung der Ausformung des kleinen Rübenkörpers bleibt für etwa 2—3 Wochen bestehen, um dann allmählich schwächer zu werden und etwa ab Mitte der Vegetationszeit vollkommen zu verschwinden. Verschiedene Rassenkreuzungen Fu × Zu und Zu × Fu zeigen diese Unterschiede nicht in gleicher Stärke und zu gleicher Zeit. In beiden F_1-Generationen läuft die Ausformung der Rübe gleich, es entsteht ein Körper, der zur reichlichen Hälfte über dem Boden wächst und bei dem das Dickenwachstum zuerst im oberirdischen Teil einsetzt. Dies bleibt, wie aus Abb. 1a zu ersehen ist, bis zur vollständigen Abreifung. Im oberirdischen Drittel sind die Rüben breit walzenförmig verdickt, um sich im unteren oberirdischen Teil und in der Erde rasch zu verjüngen. Die Pfahlwurzel ist zuckerrübenähnlich, der Gesamthabitus entspricht etwa massigen Barrestypen aus dem Futterrübensortiment. Bei der Ausbildung des Rübenkörpers scheinen sich die den Massenwuchs bestimmenden Gene des Futterrübenelters in beiden Generationen stärker durchzusetzen, als die des Kreuzungspartners. Der aus dem Hypokotyl entstehende Rübenanteil ist sehr viel massiger als der aus dem Dickenwachstum der Primärwurzel entstehende. Je mehr Wasser während der Hauptbildungszeit der Rübe zur Verfügung steht, desto mehr ist der oberirdische futterrübenähnliche Wuchs gefördert, während nach längerer Trockenheit die Rüben zuckerrübenähnlicher wachsen, in beiden Generationen. Die Rüben beider F_1-Generationen sind rosa und stehen damit zwischen dem weißen Zu-Elter und dem dunkelroten Fu-Elter. Während bei der Futterrübe der Zellsaft viele Zellschichten tief in der Rinde dunkelrot gefärbt ist, sind bei den Bastarden nur wenige Schichten in ihrem Zellsaft blaßrosa.

Die voll entfalteten Blätter beider reziproker Kreuzungen sind in ihrer Gestalt futterrübenähnlich. Das Blatt ist grob, dickstielig mit breiter Spreite, an der Spitze abgestumpft und besitzt eine glatte, glänzende Oberfläche, deren Farbe in ein graues Olivgrün herüberspielt, wie bei vielen Futterrüben, und nicht leuchtend dunkelgrün ist wie bei gut ernährten Zuckerrüben. Das junge, sich eben erst entfaltende Blatt ist sehr viel schmaler und spitzer, als das entsprechende Blatt des Fu-Elters und damit viel zuckerrübenähnlicher als das reife Blatt. Es zeigt sich damit in beiden Generationen ein ausgesprochener Domi-

nänzwechsel. Im allgemeinen erfolgt das Abreifen der Blätter in beiden Generationen gleichmäßig zwischen dem früheren Fu-Elter und dem späteren Zu-Elter. In einem Falle zeigte sich, offenbar unter dem Einfluß länger wirkender Trockenheit, ein 5—6 Tage früher einsetzendes Vergilben im Fu-Plasmon. Andere grob faßbare phänotypische Unterschiede im Blattapparat konnten bei beiden diploiden Kreuzungsgenerationen nicht gefunden werden. In beiden F_1-Generationen luxuriert die Blattmasse und übertrifft den blattreicheren Zu-Elter um etwa 50%. An dieser Heterosiserscheinung sind 2 Faktoren beteiligt. Sowohl die Größe der Blätter übertrifft den blattreicheren Zu-Elter, auch die Zahl der gebildeten Blätter ist höher als bei beiden Eltern.

In Tabelle 1 werden einige an ausgereiften Rüben einer größeren Versuchsserie gewonnene Werte wiedergegeben. Die Bestimmung wurde an etwa 200 nicht ausgesuchten Rüben des Materials vorgenommen, eine Zahl, die nach den zahllosen Versuchen in der Rübenzüchtung zu einer statistischen Sicherung ausreicht.

Tabelle 1. *Untersuchungen am Rübenkörper von diploiden reziproken Kreuzungen Zu × Fu und Fu × Zu und den Elternformen.*

Valenz	Kreuzung	Absolute Werte			Relative Werte		
		Gewicht g	Zu-%	Zu-Ertrag g	Gewicht g	Zu-%	Zu-Ertrag g
2n	Zu	980	21 (23)	206	100	100	100
2n	Zu × Fu	1870	14,3 (16,3)	267	191	68	129
2n	Fu × Zu	1950	14 (16)	273	199	67	132
2n	Fu	2250	7,2	162	229	34	78

Die eingeklammerten Zahlen geben die gefundenen Refraktometerwerte wieder. Der Zuckergehalt, der je nach dem verwendeten Material — Zucker- oder Futterrüben oder Zuckerrüben verschiedener Zuchtrichtungen — oder nach den Wachstumsbedingungen des betreffenden Jahres um 2—3,5% niedriger liegt, wurde hier mit 2% angenommen und dieser Wert als Umrechnungsgrundlage benutzt.

Der am Preßsaft bestimmte Refraktometerwert liegt bei beiden F_1-Generationen ziemlich genau intermediär zwischen denen beider Eltern. Dieser Refraktometerwert wird überwiegend von den optisch aktiven Zuckern bestimmt, zu einem sehr viel niedrigeren Teil von den im Zellsaft gelösten Salzen und anderen Begleitstoffen des Plasmas. Da aus technischen Gründen der Zuckergehalt nicht polarimetrisch bestimmt werden konnte, ist der Einfachheit halber in klarer Erkenntnis kleiner Ungenauigkeiten der Zuckerprozent mit 2% unter dem gefundenen Refraktometerwert eingesetzt. Dabei wird der Zuckerwert in allen Zu-Plasmonen etwas zu niedrig angesetzt.

Im Gegensatz zu Refraktometer- und Zuckerwert sind die Durchschnittsgewichte in beiden Generationen gleichartig nach der Seite des massenwüchsigeren Fu-Elters verschoben, da offenbar die den Massenwuchs des Rübenkörpers bestimmenden Gene des Fu-Elters sich gegenüber denen des Partners stärker durchzusetzen vermögen. Infolge des erhöhten Massenwuchses liegt der errechnete durchschnittliche Zuckerertrag je Rübe bei beiden Generationen mit 267 bzw. 273 g gleichmäßig erheblich über dem des zuckerreicheren Zu-Elters mit nur 206 g. Als Ergebnis der Bastardierung in beiderlei Richtung kann eine Erhöhung des Zuckerertrages um rund 30% erreicht werden, was unter gewissen Voraussetzungen praktische Bedeutung bekommen kann. Das Durchschnittsgewicht der Heterozygoten liegt 91—99% über dem der Zuckerrüben. Der Gehalt an löslicher Asche zeigt mit 1,2—1,4% eine leichte Verschiebung zu dem aschenreicheren Elter (Fu = 1,45—1,55, gegenüber Zu = 0,8%). Der Gesamtaschengehalt, ein für manche praktische Fragen besonders wichtiger Wert, konnte aus technischen Gründen nicht ermittelt werden.

Reziproke Kreuzungen mit Tetraploiden.

Vergleichende Untersuchungen an tetraploiden F_1-Generationen (4nZu × 4nFu und 4nFu × 4nZu) ergeben für eine ganze Anzahl von Eigenschaften ein wesentlich anderes Bild als auf der diploiden Stufe. Während das keimungsbiologische Verhalten gleich ist, treten die Unterschiede im Wachstum der kleinen Rübenkörper nicht nur früher, sondern auch viel stärker ausgeprägt in Erscheinung, und klingen, im Gegensatz zu den Diploiden, nicht langsam ab. Vielmehr verstärken sie sich bis zur rodereifen Rübe. Wie Abb. 1 b zeigt, weisen die Rüben beider 4n-Generationen ausgeprägte Unterschiede auf. Im Zusammenspiel mit dem 4n-Zu-Plasmon werden Rübenkörper gebildet, die die Form einer etwas massigen Zuckerrübe der Zuchtrichtung N besitzen, mit dem einzigen Unterschied, daß sich hier die Rübe nicht vom Kopf ab stetig verjüngt, sondern im knappen oberen Drittel walzenförmig gestaltet ist und erst von da ab sich zuckerrübenähnlich verjüngt. Im ganzen aber zeigt diese Rübe einen ausgesprochenen Zuckerrübencharakter, was schon in den ausgeprägten Wurzelnähten zum Ausdruck kommt. Mit dem 4n-Plasmon der Futterrübe bekommt der Rübenkörper in vielen Merkmalen klar faßbaren Futterrübencharakter. Oberirdisch wächst diese Rübe ausgesprochen walzenförmig, und ist mit ihren „breiten Schultern" sehr viel massiger, als bei reziproken Kreuzungen. Der Ansatz der Pfahlwurzel ist abgesetzt vom Rübenkörper, wenn auch nicht so scharf und deutlich, wie es bei dem Futterrübenelter der Fall ist. Auch in der Wuchsform zeigen sich Unterschiede. Beim 4n-Zu-Plasmon ragt höchstens $^1/_3$ des Rübenkörpers

über den Boden hinaus, beim 4n-Fu-Plasmon wachsen bis zu $^2/_3$ des Rübenkörpers oberirdisch. Dieser stärker ausgeprägte oberirdische Wuchs der letzten Kombination macht sich als eine Folge des früher einsetzenden Streckungswachstums des Hypokotyls schon im zeitigen Entwicklungsstadium deutlich bemerkbar.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen auf der diploiden Stufe entstehen bei tetraploiden reziproken Kreuzungen zwei in der Gestalt der

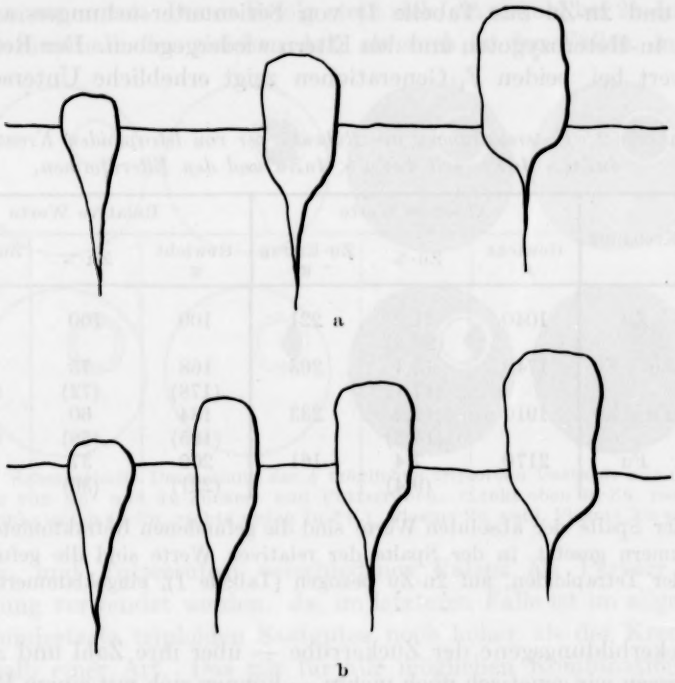


Abb. 1 a u. b. Diploide (a) und tetraploide (b) reziproke Kreuzungen von Zucker- und Futterrüben. Jeweils links Zucker-, rechts Futterrübenelter (halbschematisch).

Rüben und in der Art und Geschwindigkeit ihrer Entwicklung klar unterscheidbare F_1-Generationen auf. Gestalts- und Größenunterschiede führen zu verschiedener Massenwüchsigkeit und -produktion. Auch hier zeigte sich eine starke Verschiebung der Werte nach der Mutterseite.

Im Gegensatz zu den Diploiden zeigen sich bei tetraploiden Heterozygoten Farbunterschiede der Reziproken bereits auf frühen Entwicklungsstadien, „blaßrosa" im 4n-Zu-Plasmon, „dunkelrosa" im 4n-Fu-Plasmon. Von dieser unterschiedlichen Färbung werden etwa gleichstarke Zellschichten betroffen. Farbe, Oberfläche und Umriß beider 4n-Blätter sind auch hier im vollentwickelten Stadium futterrübenähnlich. Ebenso sind deutliche Heterosiserscheinungen erkennbar. Doch machen sich auf der 4n-Stufe klare Unterschiede bemerkbar,

die sowohl die Blattmassenerzeugung als auch verschiedene Stadien in der Ausbildung des Blattapparates betreffen. Unter dem Einfluß des 4n-Zu-Plasmons übertrifft sie die des blattreicheren 4n-Zu-Elters durchschnittlich um 70—85%, während im reziproken Fall unter Steuerung des 4n-Fu-Plasmons die Heterosisleistung sich nur auf rund 40% des 4n-Zu-Elters beläuft.

In Tabelle 2 sind die absoluten und relativen Werte (bezogen auf 4n-Zu und 2n-Zu aus Tabelle 1) von Serienuntersuchungen an reziproken 4n-Heterozygoten und den Eltern wiedergegeben. Der Refraktometerwert bei beiden F_1-Generationen zeigt erhebliche Unterschiede.

Tabelle 2. *Untersuchungen am Rübenkörper von tetraploiden Kreuzungen 4nZu × 4nFu und 4nFu × 4nZu und den Elternformen.*

Valenz	Kreuzung	Absolute Werte			Relative Werte		
		Gewicht g	Zu-%	Zu-Ertrag g	Gewicht g	Zu-%	Zu-Ertrag g
4n	Zu	1040	21,2 (23,2)	221	100	100	100
4n	Zu × Fu	1740	15,1 (17,1)	263	168 (178)	75 (72)	118 (127,6)
4n	Fu × Zu	1910	12,2 (14,2)	233	184 (195)	60 (58)	104 (113,1)
4n	Fu	2170	7,4 (9,4)	161	209 (221)	37 (36)	71 (72)

In der Spalte der absoluten Werte sind die gefundenen Refraktometerwerte in Klammern gesetzt, in der Spalte der relativen Werte sind die gefundenen Werte der Tetraploiden, auf 2n-Zu bezogen (Tabelle 1), eingeklammert.

Die Zuckerbildungsgene der Zuckerrübe — über ihre Zahl und Anordnung wissen wir genetisch noch nichts — können sich mit einem Refraktometerwert von 17,8% und einem Zuckerprozent von 15,8% im 4n-Zu-Plasmon sehr viel stärker realisieren als im 4n-Fu-Plasmon, wo die entsprechenden Werte nur bei 14,8% und 12,8% liegen. Während sich die Zuckerbildungsgene des zuckerreicheren Elters im eigenen Plasmon stärker durchsetzen, ist das gleiche in der reziproken Kreuzung für die den Massenwuchs fördernden Futterrübengene festzustellen. Auch hier besitzen diese Gene eine so starke Durchsetzungskraft, daß für beide F_1-Generationen eine deutliche Verschiebung des Durchschnittsgewichtes nach dem massenwüchsigeren 4n-Fu-Elter eintritt, bei statistisch gesicherten Unterschieden untereinander, wie aus der Tabelle zu ersehen ist. Unter dem Einfluß des 4n-Zu-Plasmons ist der Zuckerertrag höher als umgekehrt, denn der durchschnittliche Anstieg des Zuckerprozentes ist in seiner Auswirkung bedeutender als der durchschnittliche Gewichtsabfall des Rübenkörpers.

Reziproke triploide Zucker-Futterrüben-Bastarde.

Im Gegensatz zu vielen anderen genetisch bearbeiteten Pflanzengattungen gelingt es bei den hier behandelten *Beta*-Rüben leicht, Kreuzungen zwischen Individuen verschiedener Polyploidstufen herzustellen, wenn man 2n- und 4n-Formen nach dem oben beschriebenen Verfahren gleichzeitig in Isolierkammern von Hanfstreifen abblühen läßt. Man erhält dabei bis zu 70% triploiden Saatgutes, gleichgültig, nach welcher Mutter man erntet. Dieser Erfolg stellt sich ein sowohl bei 2n-4n-Kreuzungen innerhalb der gleichen Art, als auch in den Fällen, in denen

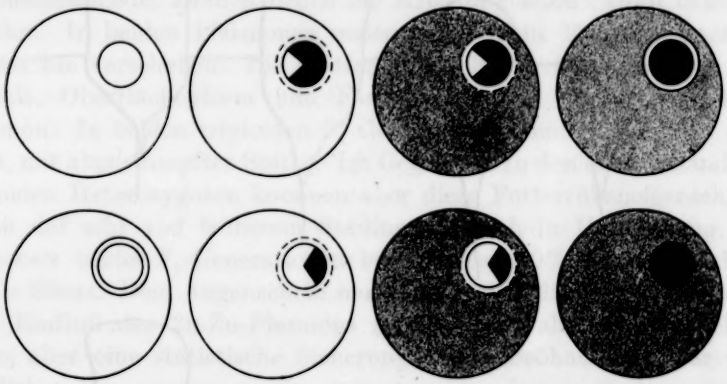


Abb. 2. Schematische Darstellung der 4 möglichen triploiden Bastarde aus der Kombination von 2n- und 4n-Zucker- und Futterrüben. (Links oben 2n-Zu, rechts oben 4n-Fu, links unten 4n-Zu, rechts unten 2n-Fu.) Plasma Zu weiß, Plasma Fu schattiert.

Zucker- und Futterrüben verschiedener Valenz als Partner in der Kreuzung verwendet werden. Ja, im letzteren Falle ist im allgemeinen der Hundertsatz triploiden Saatgutes noch höher als der Kreuzungen innerhalb einer Art. Das gilt für alle möglichen Kombinationen von Triploiden, von denen aus der Kreuzung von 2n- und 4n-Zucker- und Futterrüben folgende Formen entstehen können, die nach Genom und Plasmon verschieden sind (Abb. 2).

1. (2nZu × 4nFu) 2. (4nFu × 2nZu)
3. (4nZu × 2nFu) 4. (2nFu × 4nZu).

Bei einer Konstitution von

2nZu = (aa) im Plasmon α 4nZu = (aaaa) im Plasmon α'
2nFu = (bb) im Plasmon β 4nFu = (bbbb) im Plasmon β'

haben die Triploiden folgende Konstitution:

1. (abb) α 2. (abb) β' 3. (aab) α' 4. (aab) α.

Alle 4 triploiden Formen unterscheiden sich somit nicht nur durch die qualitative Zusammensetzung der Genome, sondern auch durch das Plasmon, das von der jeweiligen Mutter in die Kreuzung mit eingeführt wird.

a) Kreuzung 2nZu × 4nFu und 4nFu × 2nZu. Beide Triploiden dieser Kreuzung besitzen das gleiche Genom (27 Chromosomen = 9 Zu + 18 Fu) und unterscheiden sich nur im Plasmon, das jeweils von der Mutter geliefert wird.

Wie sehen nun bei beiden reziproken Triploiden die Rübenkörper aus? Sowohl nach Form als auch nach Wuchstyp sind die beiden Ver-

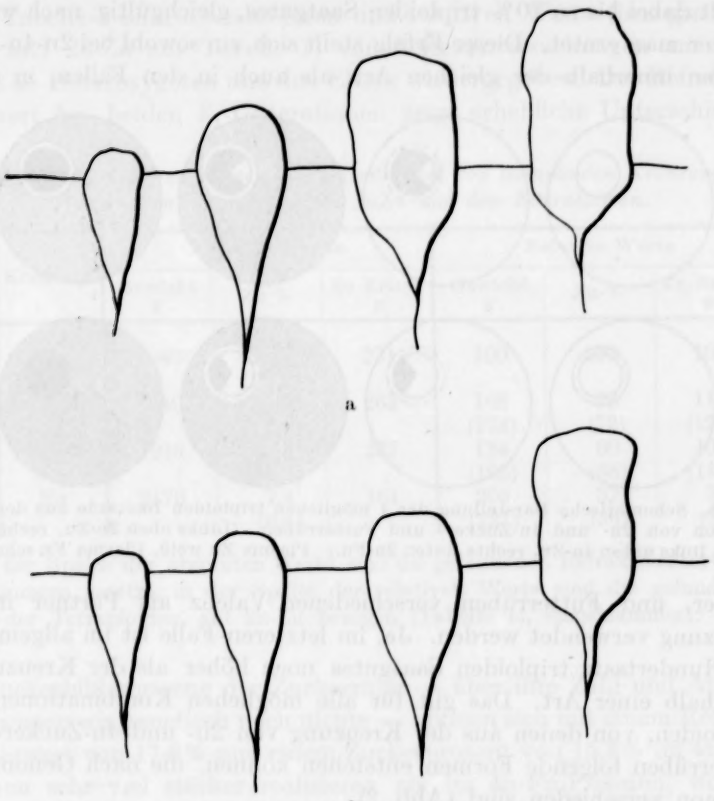


Abb. 3a u. b. Rübenkörper der möglichen Triploiden aus der Kombination von 2n- und 4n-Zuckerrüben und Futterrüben im Vergleich mit den Elternformen. (Links oben 2n-Zu rechts oben 4n-Fu, links unten 4n-Zu, rechts unten 2n-Fu, jeweils dazwischen die entsprechenden 3n-Bastarde) halbschematisch.

bindungen klar unterschieden, wie Abb. 3a zeigt. Jedoch ergibt die Betrachtung dieser und anderer Eigenschaften, daß sich die in doppelter Zahl vorhandenen Fu-Gene stärker durchsetzen als die entsprechenden Zu-Gene. Das Durchsetzungsvermögen der genomatischen Komponente wird allerdings stark modifiziert vom jeweiligen Plasmon. Besonders tritt dies im eigenen 4n-Fu-Plasmon in Erscheinung. Die Rübe 4nFu × 2nZu sieht wie eine etwas kleinere und in den Schultern schmalere walzenförmige Futterrübe aus, bei der, im Gegensatz zur Mutter, die

Pfahlwurzel nicht ganz so deutlich abgesetzt ist. Ferner sitzt die Rübe etwas tiefer im Boden, als die der 4n-Fu-Mutter. Der Rübenkörper des anderen Triploiden ist, offensichtlich unter dem Einfluß des 2n-Zu-Plasmons, viel weniger futterrübenähnlich, wenn auch im Phänotypus die Eigenschaften des Vaters stärker vorherrschen. Der oberirdische Teil — bis zu 50% können oberirdisch wachsen — bleibt ausgesprochen walzenförmig, der unterirdische Teil verjüngt sich allmählich, barresähnlich, zu einer nicht scharf abgesetzten Pfahlwurzel, an der die Wurzelnähte nur schwach ausgeprägt sind. Hervortretend sind die Farbunterschiede, ähnlich denen der Kreuzung 4nZu × 4nFu bzw. umgekehrt. In beiden Plasmonen realisieren sich die Farbgene nach der Mutter hin verschoben. Die Blätter haben Futterrübencharakter nach Gestalt, Oberflächenform und Farbe, besonders deutlich im 4nFu-Plasmon. In beiden triploiden F_1-Generationen sind die Blätter derb, breit, mit abgestumpfter Spitze. Im Gegensatz zu den oben behandelten diploiden Heterozygoten kommen aber diese Futterrübeneigenschaften schon auf sehr viel früherem Stadium deutlich in Erscheinung. Die Heterosis beider F_1-Generationen beträgt etwa 50% des blattreicheren 2n-Zu-Elters. Dem Augenschein nach wirkt sich diese Heterosis unter dem Einfluß des 2n-Zu-Plasmons stärker aus, als im umgekehrten Falle, aber eine statistische Sicherung dieser Beobachtung war nicht möglich.

Tabelle 3. *Untersuchungen am Rübenkörper der triploiden Zucker-Futterrübenbastarde 2nZu × 4nFu und 4nZu × 2nFu, sowie von deren Reziproken und den vergleichsweise gezogenen Elternformen.*

Valenz	Kreuzung	Absolute Werte			Relative Werte		
		Gewicht g	Zu-%	Zu-Ertrag g	Gewicht g	Zu-%	Zu-Ertrag g
2n	Zu	980	21 (23)	206	100	100	100
3n	Zu × Fu	1680	15,1 (17,1)	254	172	72	122
3n	Fu × Zu	1890	12,6 (14)	238	192	60	116
4n	Fu	2170	7,4 (9,4)	161	221	35	78
4n	Zu	1040	21,2 (23,2)	221	100 (106)	100 (101)	100 (107)
3n	Zu × Fu	1610	19,2 (21,9)	309	154 (164)	90 (92)	139 (150)
3n	Fu × Zu	1820	15,6 (17,6)	284	178 (186)	73 (74)	128 (138)
2n	Fu	2250	7,2 (9,2)	162	215 (230)	34 (40)	73 (78)

Unter den Zuckerprozenten sind in Klammern jeweils die gefundenen Refraktometerwerte eingefügt. Im Abschnitt der relativen Werte sind für die zweite reziproke Kreuzung die auf 2nZu = 100 bezogenen Werte in Klammern beigefügt.

Für alle 4 Triploiden sind in der Tabelle 3 die in einer Anzahl von Versuchsreihen gefundenen Werte eingetragen. In Refraktometerwert und Zuckerprozent sind beide hier behandelten Triploiden stark voneinander verschieden. Unter dem Einfluß des 2n-Zu-Plasmons beträgt der Refraktometerwert 16,1%, das Zuckerprozent 14,1%, im 4n-Fu-Plasmon liegen die gleichen Werte bei 13,8% bzw. 11,8%. Die Durchschnittsgewichte der Rübenkörper betragen bei 2nZu × 4nFu gesichert 1500 g, die des Reziproken 1890 g. Beide Werte befinden sich nicht im intermediären Bereich, sondern sind stark nach der Seite des massenwüchsigeren 4n-Fu-Elters verschoben. Besonders bemerkenswert ist es, daß der Zuckerertrag gegenüber dem zuckerreicheren 2nZu-Elter eine Steigerung erfährt. Die gesicherten Unterschiede der beiden Triploiden sind allerdings nicht sehr groß, da sich gesteigertes Zuckerprozent im 2nZu-Plasmon und erhöhter Massenwuchs unter dem Einfluß des 4nFu-Plasmons in ihrer Wirkung auf den Zuckerertrag weitgehend aufheben.

b) Kreuzung 4nZu × 2nFu und 2nFu × 4nZu. Die beiden Triploidgenerationen besitzen im Gegensatz zu den eben behandelten Formen zwei Genome von der Zuckerrübe, jedoch nur ein Genom von der Futterrübe. Sie unterscheiden sich voneinander durch das 4nZu-Plasmon bzw. das 2n-Fu-Plasmon. Die Chromosomenzahl ist ebenfalls 27 = 18 Zu + 9 Fu.

Bei der Gestaltung der Rübenkörper macht sich in beiden F_1-Generationen der Einfluß beider Zuckerrübengenome stark bemerkbar, wie aus der Abb. 3b zu ersehen ist. Dies tritt besonders im eigenen 4nZu-Plasmon in Erscheinung. Hier wird der Gestalt nach eine vergrößerte reine Zuckerrübe gebildet, die sich aus dem Boden nur soweit heraushebt, wie etwa die in dieser Hinsicht extremsten E- und N-Familien oder die Strubesche Grünkopfrübe. Bei den reziproken Triploiden kommen in der Ausprägung der Gestalt die Gene des 2n-Fu-Elters stärker zur Auswirkung. Zwar wächst die Rübe auch nur höchstens mit $^1/_3$ ihres Körpers über die Bodenfläche hinaus, doch zeigen die starke Verdickung des Kopfes der Rübe, die walzenförmige Gestalt im oberen Drittel, sowie die nicht stetige Verjüngung des im Boden wachsenden Teiles den Einfluß des mütterlichen Plasmons. Immerhin ist die Form immer noch zuckerrübenähnlicher als die Triploiden der Kombination 2nZu × 4nFu, also mit zwei Fu-Genomen im 2nZu-Plasmon. Die reziproken Gestaltsunterschiede sind — dies ist mit der zuckerrübenähnlichen Wuchsform verknüpft — erst verhältnismäßig spät erkennbar. Sie verstärken sich aber im Laufe der Individualentwicklung immer mehr bis zu der oben geschilderten Gestalt der rodereifen Rübe. Die Form 2nFu × 4nZu ähnelt in ihrer schweren Massigkeit einer übersteigerten N-Form. Hier muß erwähnt

werden, daß diese, wie auch die anderen Zucker-Futterrübenbastarde mit 3 Genomen in der Gestalt ihres Rübenkörpers eine sehr viel größere Variabilität zeigen, als dies bei den reziproken diploiden Bastarden der Fall ist.

Die Farbunterschiede sind ausgeprägt. Beide Triploide sind rosa gefärbt. Im 4nZu-Plasmon ist aber die Rosafärbung nur sehr schwach angedeutet, während im umgekehrten Fall die Färbung ebenso intensiv ist wie bei den Triploiden der Kombination 2nZu × 4nFu. Die schwache Färbung im ersten Falle ist darauf zurückzuführen, daß in mehreren Zellschichten der Zellsaft nur sehr schwach rosa gefärbt, die Zahl der gefärbten Zellagen aber kaum vermindert ist.

Beide Triploiden zeigen starke Blattentwicklung. Der Heterosiseffekt beträgt 80—100% gegenüber dem blattreicheren Zu-Elter. In beiden Fällen setzt sich in der Gestalt der Zuckerrübentyp stärker durch. Es sind sehr massige, kräftige Blätter vom E-Typ. Der Einfluß des 2nFu-Elters zeigt sich nur darin, daß die Blattoberfläche glatter erscheint, als dies bei den Zuckerrüben der Fall zu sein pflegt. Die starke Variation des Heterosiseffektes in der Blattmassenproduktion ist wohl mit darauf zurückzuführen, daß besonders die als Kreuzungspartner verwendeten Fu-Stämme noch recht heterozygot hinsichtlich der die Blattmasse bestimmenden Gene sind.

Besonders auffällig im Vergleich mit den Triploiden, die zwei Fu- und ein Zu-Genom besitzen, ist hier, daß das Zuckerprozent, aus dem gefundenen Refraktometerwert erschlossen, in beiden F_1-Generationen stark nach der Seite des zuckerreicheren 4nZu-Elters hin verschoben ist, wie aus Tabelle 3 hervorgeht. Dieser liegt im eigenen 4nZu-Plasmon mit 19,2% nur um rund 10% unter dem der Mutter mit 21,2%, während im 2nFu-Plasmon der entsprechende Wert mit 15,6% noch intermediär liegt, also nicht nach der Seite der zuckerärmeren Fu-Mutter hin neigt. Diese Tatsache ist nicht nur theoretisch von einigem Interesse, sondern birgt auch einige praktisch bedeutsame Möglichkeiten in sich.

Die Unterschiede der Durchschnittsgewichte sind bei diesen Triploiden mit 1610 g bei 4nZu × 2nFu und mit 1820 g bei 2nFu × 4nZu, im Vergleich zum 4nZu-Elter mit 1040 g und dem 2nFu-Elter mit 2250 g in fast der gleichen Größenordnung wie bei den anderen beiden Triploiden. Allerdings ist die Massenwüchsigkeit des Triploiden mit einem Fu-Genom im 2nFu-Plasmon etwas geringer als bei dem Triploiden mit den 2 Fu-Genomen im 4nFu-Plasmon.

Das erhöhte Zuckerprozent der Triploiden mit den 2 Zu-Genomen und das nicht sehr verschiedene Durchschnittsgewicht führen zu errechneten Zuckererträgen je Rübe — 4nZu × 2nFu = 309 g, 2nFu × 4nZu = 284 g — im Vergleich mit dem zuckerreicheren Elter

4nZu mit 221 g. Die hier erzielbaren Zuckererträge sind je Rübe und damit je Fläche die absolut höchsten, die bisher in allen verschiedenen Untersuchungsreihen mit polyploiden *Beta*-Rüben erzielt wurden, und übertreffen die der diploiden Normalrüben ganz erheblich. Der Maximalwert findet sich bei Triploiden mit 2 Zu-Genomen im 4nZu-Plasmon, wo die Zuckerproduktion mit fast 50% über der der vergleichsweise gezogenen diploiden Rübe liegt.

Betrachtet man vergleichend die Geschwindigkeit des Abreifens bei allen 4 Triploiden, so kommt man zu der Feststellung, daß die Formen mit den 2nFu-Genomen das im ersten Vergilben der Blätter und im Abstoppen weiterer Blattausbildung zum Ausdruck kommende Einsetzen der Reife um etwa 8—12 Tage früher beginnen als die beiden Formen mit den 2 Zu-Genomen. Innerhalb der Reziproken laufen diese Abreifungsvorgänge des Blattapparates im Fu-Plasmon um Tage früher im Fu- als im Zu-Plasmon ab, jedoch sind hier die Unterschiede nicht so scharf ausgeprägt wie im ersten Fall. Es ergibt sich folgende Reihenfolge des Abreifens im Blattapparat:

1. 4nFu × 2nZu
2. 2nZu × 4nFu
3. 2nFu × 4nZu
4. 4nZu × 2nFu

In jedem Falle aber liegt der Ablauf dieser Vorgänge klar erkennbar bei allen 4 Triploiden zwischen denen der frühreifenden Fu- und der spätreifenden Zu-Eltern. Anzunehmen ist, daß der höhere Zuckerertrag der Formen mit den 2 Zu-Genomen indirekt mitbestimmt wird durch das spätere Vergilben des besonders massigen Blattapparates. Diese „Zuckerfabrik" vermag ja gerade in den sonnigen Spätseptember- und Oktobertagen bei vollem Chlorophyllbestand noch sehr erhebliche Assimilationsleistungen zu vollbringen.

Auswertung der Versuchsergebnisse.

Dieses Material polyploider *Beta*-Rübenkreuzungen zeigt nicht nur neuartige und aussichtsreiche Möglichkeiten auf züchterischem Gebiete, es gibt in seinem bunten Kräftespiel verschiedener art- und mengenmäßiger Genom-Plasmon-Kombinationen neue Tatsachen zu weiterer Aufhellung allgemeinbiologischer Gesetzlichkeiten.

Die reziproken diploiden Kreuzungen Zu × Fu und Fu × Zu zeigen nichts Auffälliges. Beide F_1-Generationen sind praktisch morphologisch gleich und weisen in fast allen Merkmalsausprägungen ein mehr oder weniger deutlich intermediäres Verhalten auf. Zeitweises Auftreten von größeren oder kleineren Reziprokenunterschieden stellt nichts Ungewöhnliches dar, denn es gibt wohl keine reziproke Kreuzung, bei der nicht bei gewissenhafter Analyse Ähnliches während irgendeines Zeitpunktes der Vegetationszeit und die verschiedensten Eigenschaften

betreffend festgestellt werden kann. Dies hängt mit der einfachen Tatsache zusammen, daß einzelne Gene oder Gruppen zu gemeinsamer Leistung verbundener Gene eine so geringe Variationsbreite besitzen, daß sie sich in der physiologisch verschiedenen Plasmonumwelt unterschiedlich realisieren müssen. Im eigenen Plasmon ist das Ergebnis des Zusammenspiels von Genom und Plasmon eine andere phänotypische Gestaltung als im fremden Plasmon. Dabei ist es durchaus möglich, daß sich ein Gen im fremden Plasmon besser realisieren kann als im eigenen Plasmon. Hier liegt eine der wesentlichen Wurzeln zum physiologischen Verständnis des Heterosisphänomens.

Von den drei an der Entwicklung des Phänotyps beteiligten Elementen, dem Genomkomplex, dem Plasmon und der Umwelt, ist eines bei der unterschiedlichen reziproken Kreuzung verschieden. Da diese verschiedenen Plasmone auf Änderungen der Umwelteinflüsse nicht gleichartig reagieren, sie vielmehr durch diese Einflüsse in verschiedenem Grade und in verschiedener Richtung modifiziert werden, ist es verständlich, daß die gleiche Genomkombination in beiden Plasmonen zur Bildung verschiedener Phänotypen führen muß. Jede Änderung einer der 3 Komponenten muß zu einem anderen Phänotypus als der Resultante dieses Zusammenspieles führen. Die Plasmonunterschiede sind physiologischer Art, sie äußern sich unter anderen in der Hydratur des Plasmas, der Quellbarkeit, unterschiedlicher Permeabilität gegenüber verschiedenen Ionen sowie in dem Grade des Adsorptionsvermögens, um nur einige der wichtigsten Eigenschaften zu nennen, die auf Änderung der Umwelteinflüsse unterschiedlich ansprechen.

Ein wesentlich anderes Bild zeigen die entsprechenden reziproken Kreuzungen auf der tetraploiden Stufe. Hier sind die Unterschiede zwischen den beiden F_1-Generationen tiefgreifend und betreffen, mehr oder weniger ausgeprägt, die wichtigsten morphologischen und physiologischen Eigenschaften. Bei beiden 4n-Bastarden sind in gleicher Zahl die Genome von Vater und Mutter vorhanden, nur die Plasmone sind verschieden. In der Gestaltung des Rübenkörpers zeigt sich, daß von den in jedem Falle vorhandenen 4 Genomen jeweils die beiden im mütterlichen Plasmon befindlichen sich am stärksten durchsetzen, was die die Gestalt bestimmenden Gene anbetrifft. Man könnte bei der morphologischen Analyse beider F_1-Generationen von einer Art „phänotypischen Dominanzwechsels" unter dem Einfluß des jeweiligen mütterlichen Plasmons sprechen, wenn z. B. die Rüben der Kombination 4nZu × 4nFu zuckerrübenähnlich, mutterähnlich sind, während im umgekehrten Fall 4nFu × 4nZu sehr viel futterrübenähnlichere Formen entstehen. In dem einen Plasmon bestimmen die zu diesem gehörenden Gene des Bastardgenoms wesentlich den Phänotypus, im reziproken Falle kommen die zum anderen Plasmon gehörenden Gene

des gleichen Bastardgenoms stärker zur Wirkung. Mit anderen Worten heißt dies, daß die Aktivität der Gene — und nach dem Stande unserer Kenntnisse muß diese Aktivität wohl enzymatischer Natur sein — von dem jeweiligen physiko-chemischen Zustand des Plasmons abhängt. Diese Tatsache ist aber erst erkennbar, wenn im Kreuzungsversuch gleiche Genome in verschiedene Plasmone eingelagert werden. Ebenso wie bei der Gestaltung der Rübe zeigen sich von den Müttern her bestimmte Farbunterschiede bei beiden F_1-Generationen, also auch hier wird der Realisierungsgrad der Farbgene vom Plasmon her modifiziert.

Blattgestalt und Blattmasse zeigen keine ausgeprägten morphologischen Reziprokenverschiedenheiten während der Dauer der ganzen Vegetationsperiode, doch deutet der Zeitpunkt der beginnenden Reife der Blätter tiefergehende stoffwechselphysiologische Unterschiede an, über deren Charakter auf diesem Stande der Untersuchungen noch keine Aussagen gemacht werden können. Diese treten noch sehr viel deutlicher in Erscheinung bei den Eigenschaften „Refraktometerwert", „Zuckerprozent" und „Durchschnittsgewicht", die ja nur der äußerlich meßbare Niederschlag einer großen Zahl in ihrem Zusammenwirken oft noch nicht näher analysierbarer, verschiedener physiologischer Vorgänge sind. Sie werden in ihrem Ablaufe wieder von Genen gesteuert werden, die noch nicht einmal grob faktorengenetisch erfaßt sind. Hier ist an Assimilationsintensität, Atmungsrate, Enzymaktivität, unterschiedliches Aufnahme- und Auswahlvermögen des Wurzelapparates für verschiedene Ionen aus der Bodenlösung zu denken, um nur einige Punkte zu erwähnen. Die Unterschiede im Zuckerertrag sind eine Folge der Werte für Zuckerprozent und Durchschnittsgewicht und bedürfen keiner besonderen Behandlung.

Wie sind die Befunde zu deuten, daß auf der diploiden Stufe mütterlich bestimmte Reziprokenverschiedenheiten nur schwach ausgeprägt sind, während sich auf der tetraploiden Stufe starke, viele Eigenschaften betreffende Unterschiede feststellen lassen? Folgende Tatsachen können einen Schlüssel zum Verständnis dieser Vorgänge geben. Untersuchungen an verschiedenen Objekten, darunter Zucker- und Futterrüben, haben gezeigt, daß mit steigender Genomzahl bei Autoploiden im allgemeinen der Trockensubstanzgehalt, der Anteil an organischer Substanz und der Asche eine wesentliche Veränderung erfährt. In den meisten dieser Fälle nimmt der Wassergehalt der Frischmasse, teilweise sogar erheblich zu, was eine starke Herabsetzung der osmotischen Wertes zur Folge hat.

Dieser osmotische Wert, eine analysierbare physiologische Eigenschaft des Plasmas, ist aber sehr weitgehend von dem genetischen Plasmon abhängig, wie frühere Untersuchungen an Laubmoosen und an Wildtomatensippen gezeigt hatten. Alle diese Änderungen in den quan-

titativen Beziehungen von Frischmasse : Trockenmasse : organischer Substanz : Asche nach Genomverdoppelung haben in jeder Sippe und Familie ihren konstanten, spezifischen Wert. Sie können bei den einzelnen Zucker- und Futterrübenfamilien erhebliche Unterschiede aufweisen. In Tabelle 4 sind die Ergebnisse einiger vergleichender Untersuchungen an autoploiden 2n- und 4n-Zucker- und Futterrüben wiedergegeben. Hier ist ersichtlich, daß sich bei tetraploiden Zucker- und

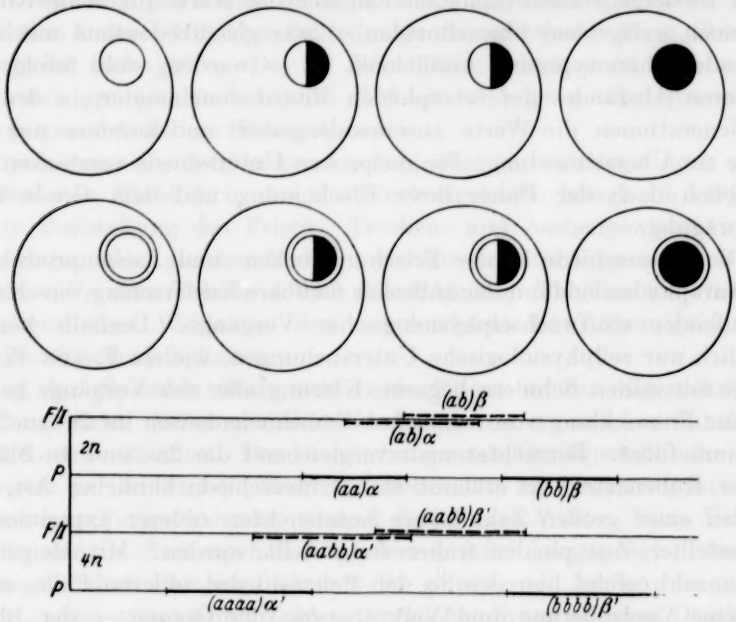


Abb. 4. Schematische Darstellung reziproker Kreuzungen auf der diploiden und tetraploiden Stufe, eine meßbare Eigenschaft betreffend. (Obere Reihe von links nach rechts: 2n-Zu, 2n-Zu × 2n-Fu, 2n-Fu × 2n-Zu, 2n-Fu. Untere Reihe von links nach rechts: 4n-Zu, 4n Zu × 4n Fu, 4n Fu × 4n Zu, 4n-Fu.)

Futterrüben eine ganze Anzahl von Werten in einem sehr verschiedenen Grade wandeln, entsprechend dem art- und sippenspezifischen Umwandlungsfaktor. Nach Genomverdoppelung laufen also die Entwicklungen bei beiden Arten nicht parallel ab, wie besonders bei der Wiedergabe der Relativwerte zum Ausdruck kommt. Damit erfahren, was bei den plasmatisch bestimmten osmotischen Werten erkennbar ist, auch die genetischen Plasmone eine Abwandlung, die später zu diskutieren ist. Diese Änderung macht die beiden 4n-Plasmone einander unähnlicher, als dies bei den 2n-Plasmonen der Fall ist. Daraus ergibt sich, daß die plasmatische physiologische „Umwelt der Gene" im 4n-Stadium eine andere ist als im 2n-Stadium. Damit wird auch die Realisierungsmöglichkeit einzelner Gene oder Gengruppen mit geringerer Variationsbreite in den tetraploiden F_1-Generationen eine andere

sein als bei den diploiden Bastardgenerationen, was dann in der phänotypischen Ausprägung vieler reziprok verschiedener Eigenschaften klar zum Ausdruck kommt. Im Schema der Abb. 4 sind diese Beziehungen veranschaulicht. Zwischen den Darstellungen der Zygoten auf der diploiden und tetraploiden Stufe sind die Verhältnisse für eine meßbare Eigenschaft bei den Eltern in Beziehung zu den jeweiligen F_1-Generationen in beiden Valenzen graphisch dargestellt. Während im oben wiedergegebenen diploiden Fall sich die Werte für beide Kombinationen weitgehend überschneiden — was gleichbedeutend mit weitgehender phänotypischer Ähnlichkeit ist — werden, wohl infolge des größeren Abstandes der tetraploiden Eltern voneinander, in den 4n-F_1-Generationen die Werte auseinandergezerrt und kommen nur teilweise zur Überschneidung. Die reziproken Unterschiede verstärken sich erheblich nach der Dauer ihrer Erscheinung und dem Grade ihrer Ausprägung.

Die Unterschiede in der Frisch-, Trocken- und Aschenproduktion bei Autoploiden sind nur der äußerlich meßbare Niederschlag verschieden ablaufender stoffwechselphysiologischer Vorgänge. Deshalb können letztlich nur zellphysiologische Untersuchungen, wie sie F. von Wettstein mit seinen Schülern begann, Klärung aller der Vorgänge geben, die zur Entwicklung von reziproken Verschiedenheiten im 2n und 4n-Stadium führt. Betrachtet man vergleichend die 2n- und 4n-Blätter beider Rübenarten, so erkennt man Unterschiede ähnlicher Art, wie die bei einer großen Zahl bisher untersuchter anderer experimentell hergestellter Autoploider früher festgestellt wurden. Mit steigender Genomzahl erfolgt hier, wie in der Mehrzahl der anderen Fälle, nicht nur eine Vergrößerung und Vergröberung der Organe — der Blattfläche und des Stieles —, sondern vor allem sind auch die Proportionen vollkommen verschoben. Die Blätter der 2n- und 4n-Formen sind also im mathematischen Sinne keine „ähnlichen Gestalten". Das sind die gleichen Verhältnisse, wie sie erstmalig in Wettsteins klassischen Funariaceenarbeiten geschildert wurden. Ebenso wie die Proportionen der ganzen Organe werden bei den autoploiden *Beta*-Rüben die der einzelnen Zellen verschoben. Mit steigender Genomzahl werden alle Zellen bei vermehrtem Volumen breiter und massiger. Je nach dem Gewebe werden etwa langgestreckte quaderförmige Zellen immer mehr nach der Würfelgestalt hin verändert, während isodiametrische Zellformen auf der diploiden Stufe bei Tetraploiden eine vermehrte Neigung zur Abrundung der Ecken und Kanten zeigen und stärker nach der Kugelgestalt hinstreben. Die Volumenvergrößerungen entsprechen nicht den Kernvermehrungen 1:2:4, sondern liegen ganz allgemein unter diesen Werten, je nach der Größe des sippenkonstanten Vergrößerungsfaktors, also z. B. 1:1,6:3,05. Über protoplasmatische Untersuchungen

an diesen polyploiden *Beta*-Rüben wird an anderer Stelle berichtet werden.

Die in einfachen Maßzahlen erfaßbaren Unterschiede in den Eigenschaften von 2n- und 4n-Zellen — Länge, Breite, Zellvolumen — sind nur das äußerlich erkennbare Ergebnis einer großen Zahl sehr verschieden ablaufender und zusammenwirkender zellphysiologischer Vorgänge, die in der Analyse einzeln und in ihren Abhängigkeiten zu erfassen erst in sehr wenigen Fällen gelungen ist. Untersucht wurden an verschiedenen anderen Objekten Zellteilungsrate, osmotischer Wert, Chloroplastenzahl und -größe. Die an *Beta*-Rüben gewonnenen Ergebnisse fügen sich gut in das bekannte Bild ein und geben Erweiterungen unserer grundsätzlichen Erkenntnisse.

Einen zwar nur sehr summarischen, aber im einzelnen doch aufschlußreichen Einblick in das Stoffwechselgetriebe bringt die vergleichende Feststellung des Frisch-, Trocken- und Aschengewichtes entsprechender, unter gleichen Bedingungen entwickelter Organe von Autoploiden. Wie aus Tabelle 4 und den folgenden Tabellen zu ersehen ist, zeigen diese Werte bei den untersuchten *Beta*-Rüben ganz bestimmte Gesetzmäßigkeiten.

Auf der diploiden Stufe sind beide Eltern in den Eigenschaften Trockengewicht, Aschengewicht und Anteil von organischer Substanz deutlich unterschieden. Der in seinem ganzen Stoffwechsel sehr viel intensiver wirtschaftende Zuckerrübenelter hat im Gegensatz zu dem extensiveren Futterrübenelter überall die höheren Werte. Diese Unterschiede sind im Aschengehalt besonders deutlich ausgeprägt. Absolut genommen sind allerdings überall die gefundenen Aschenwerte sehr niedrig, wenn man sie mit Zahlen vergleicht, die an anderen Objekten gefunden wurden. Doch ist diese Tatsache damit zu erklären, daß das hier verwendete Blattmaterial von *jungen* Pflanzen stammt, die im Versuchsgewächshaus in Töpfen unter gleichen Bedingungen herangezogen wurden. Untersuchungen an alten, voll entwickelten Blättern geben ebenso, wie auch für Rübenkörper, absolut sehr viel höhere Werte, jedoch liegen diese Werte zueinander etwa in gleichen Verhältnissen. Die Werte für die beiden reziproken F_1-Generationen sind nicht gesichert unterschieden und liegen praktisch intermediär zwischen denen der beiden Eltern.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse auf der tetraploiden Stufe. Auch hier ist ein ähnliches Gefälle der Werte von 4n-Zu nach 4n-Fu hin, wie es bei den diploiden Formen zu verzeichnen war, jedoch liegen die relativen Werte für Trockengewicht, Aschengewicht und organische Substanz wesentlich niedriger, als auf der diploiden Stufe. Ferner zeigen sich im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den diploiden Formen in den beiden F_1-Generationen ausgeprägte Unterschiede in diesen Werten

Tabelle 4. *Der Prozentanteil von Trockengewicht, Aschengewicht und organischer Substanz, die Frischgewichtsmasse gleich 100 gesetzt.*
(Bestimmt an 2n- und 4n-Zucker- und Fütterrüben und deren reziproken Bastarden.)

Genotyp	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	Aschen-gewicht	Organische Substanz
2nZu	100	12,8	2,4	10,4
2nZu × 2nFu	100	12,0	2,1	9,9
2nFu × 2nZu				
2nFu	100	11,3	1,6	9,7
4nZu	100	9,8	2,0	7,8
4nZu × 4nFu	100	9,1	1,8	7,3
4nFu × 4nZu	100	8,0	1,5	6,5
4nFu	100	7,4	1,3	6,1

ebenso wie in morphologischen Eigenschaften. Alle 3 Werte sind sehr deutlich nach der mütterlichen Seite hin verschoben, d. h. daß sich bei den tetraploiden Bastardgenomen — stärker noch als auf der diploiden Stufe — jeweils das Teilgenom, das sich im mütterlichen Plasmon befindet, in höherem Grade durchsetzt. Das bezieht sich gleichermaßen auf alle wesentlichen Stoffwechselgrundvorgänge, die Assimilation der Kohlenhydrate im Blattapparat und die Aufnahme der aschenbildenden Nährsalze aus dem Boden. Man hat den Eindruck, daß das Zusammenwirken der einzelnen Komponenten — Genom und Plasmon — ausgeglichen ist. Fast alle Werte, die gemessen wurden, sind in beiden F_1-Generationen in gleichem Maße zur Mutterseite hin verschoben. Bei der Betrachtung der gefundenen Werte ist allerdings auffallend, daß auf der diploiden und tetraploiden Stufe der Abfall der Werte für Trocken-, Aschen- und organische Substanzprozente vom hochwertigen Zu-Elter zum minderleistungsfähigen Fu-Elter im einzelnen nicht gleich stark ist. Die Verminderung des Aschenprozents bewegt sich bei beiden Valenzen etwa im gleichen Rahmen — 2nZu : 2nFu = 100:66,6% und 4nZu : 4nFu = 100:65,5%. Bei den Werten, die die organische Sub-

Tabelle 5. *Der Prozentanteil von Trockengewicht, Aschengewicht und organischer Substanz, die Werte der diploiden Zuckerrübe gleich 100 gesetzt.*

Genotyp	Prozent der Trocken-substanz	Prozent der Aschen-substanz	Prozent der organischen Substanz
2nZu	100	100	100
2nZu × 2nFu	93,8	87,5	95,2
2nFu × 2nZu			
2nFu	88,3	66,6	90,3
4nZu	76,6 (100)	83,3 (100)	75,0 (100)
4nZu × 4nFu	71,9 (93,8)	75,0 (90,0)	70,2 (93,6)
4nFu × 4nZu	62,5 (81,6)	62,5 (75,0)	62,5 (83,3)
4nFu	57,7 (75,3)	54,2 (65,5)	58,7 (78,2)

stanz betreffen, liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Während auf der diploiden Stufe die Werte 2nZu : 2nFu = 100:90,3% liegen, ist bei den tetraploiden Formen der Unterschied größer — 4nZu : 4nFu = 100:78,2%. Diese Tatsache ist ein Bild der geringeren Assimilationsintensität der tetraploiden Futterrüben gegenüber den tetraploiden Zuckerrüben, wenn man sie in Vergleich zu den diploiden Formen setzt. Damit erklärt sich auch der stärkere Abfall der osmotischen Werte bei diesen Sippen, der in erster Linie von dem Gehalt der gelösten Kohlenhydrate abhängen. Ob allerdings diese stärker geminderte Assimilationsintensität auf geringere Zahl, verminderte Größe, herabgesetzte Leistungsfähigkeit der Chloroplasten zurückzuführen ist oder auf eine Anzahl dieser Elemente, läßt sich nur durch zellmorphologische und zellphysiologische Untersuchungen klären. Dieses unterschiedliche Verhalten bei der Bildung von Asche und organischer Substanz im 2n- und 4n-Stadium gibt, wie unten noch zu zeigen ist, einen Schlüssel zum Verständnis der allgemeinen entwicklungsphysiologischen und genetischen Gesetzlichkeiten mancher polyploider Reihen. Bei den Tetraploiden wird in der Zeiteinheit auf einen Teil Asche ein geringerer Teil Kohlenhydrate aufgebaut, als dies bei den Diploiden der Fall ist. Das heißt, daß die Fähigkeit der Nährsalzaufnahme aus der Bodenlösung bei diesen Objekten von der Verdoppelung des Genoms weniger stark berührt wird als die Assimilation der Kohlenhydrate im Blattapparat. Die starke Verschiebung des Anteiles dieser lebenswichtigen Stoffe — wobei hier vorerst nur von der Gesamtsumme „Asche" und „Organische Substanz" die Rede sein kann, nicht aber die verschiedenen, noch nicht näher bekannten einzelnen chemischen Komponenten, die zu diesen Gesamtsummen führen, betrachtet werden können — machen nun jene auf den ersten Blick immer wieder erstaunliche Tatsache verständlich, daß nach Genomverdoppelung nicht in irgendeinem Grade vergrößerte, im mathematischen Sinne „ähnliche" Figuren oder Körper entstehen, sondern Gebilde, die zwar gegenüber den Organen der Diploiden vergrößert sind, aber keine „ähnlichen" Körper darstellen, sondern in allen flächigen und räumlichen Maßen vollkommen abgeänderte Proportionen aufweisen. In welcher Weise diese Proportionsverschiebungen mit unterschiedlichen Permeabilitäts- und Viskositätsverhältnissen der physiologischen Plasmakomponente in Zusammenhang stehen, und welche Beziehungen bestehen zu den unterschiedlichen Aufbauverhältnissen der Kohlenhydrate und Nährsalze, bedarf noch der Klärung. Auch diese Fragen lassen sich mit Methoden der Zellphysiologie der Lösung näherbringen.

Besonders anschaulich werden die quantitativen, stofflichen Änderungen mit dem Erreichen der tetraploiden Stufe und die Einflüsse der Plasmonkomponente, wenn man den Abfall der Werte in Prozenten

des leistungsstarken 2nZu-Elters wiedergibt, wie es in Tabelle 7 gezeigt wird. Mit Erreichen der 4n-Stufe sinkt bei den Zuckerüben die Trockensubstanzproduktion in den Blättern junger, getopfter Pflanzen von 12,8% auf 9,8% der Frischsubstanz um einen Betrag von 23,5%, während für die Futterrüben die entsprechenden Werte bei 11,3% und 7,4% liegen, bei einem Absinken von 34,5%. Für die beiden diploiden F_1-Generationen liegen die Werte mit rund 12% intermediär zwischen denen der beiden Eltern. Nach Tetraploidie sinkt der Wert im 4nZu-Plasmon von 12,0% auf 9,1% um 24,3%, während er im 4nFu-Plasmon der reziproken Kreuzung von 12% auf 8% um 33,3% abfällt. Das bedeutet bei den Bastarden einen fast 50% stärkeren Abfall im 4n-Fu-Plasmon gegenüber dem 4n-Zu-Plasmon. Auch beim Aschengehalt ist die Verminderung nach Tetraploidie bei den Futterrüben stärker als bei den Zuckerrüben, jedoch in sehr viel geringerem Grade als bei dem Trockensubstanzgehalt, in dem ja die Asche mitenthalten ist. Beim Gehalt an organischer Substanz sind die Verhältnisse denen des Trockensubstanzgehaltes sehr ähnlich. Bei den Zuckerrüben erfolgt eine Verringerung um rund 25%, bei den Futterrüben dagegen um rund 37%! Bei der Betrachtung dieser Werte bei den F_1-Generationen zeigen sich sehr klare Verhältnisse. Im 4n-Zu-Plasmon sind die Verminderungen mit 24% (Trockensubstanz), 14% (Asche) und 26% (organische Substanz) erheblich geringer als im 4n-Fu-Plasmon, wo die entsprechenden Werte bei 33%, 28% und 34% liegen. Auffällig ist hier nur, daß auch hier die Aschenwerte mit 14% und 28% um rund 100% auseinanderliegen. Eine Deutung dieses Befundes

Tabelle 6. *Anteile der gebildeten organischen Substanz, bezogen auf den gleichen Aschenanteil in der Blattmasse getopfter junger diploider und tetraploider Zucker- und Futterrüben und ihrer reziproken Bastarde.*

Genotyp	Prozent der Aschensubstanz	Prozent der organischen Substanz
2nZu	100	433
2nZu × 2nFu . .	100	471
2nFu × 2nZu . .		
2nFu	100	606
4nZu	100	360
4nZu × 4nFu . .	100	406
4nFu × 4nZu . .		433
4nFu	100	470

Tabelle 7. *Änderungen der Trocken-, Aschen- und organischen Substanz bei Tetraploidie, es werden die Differenzen gegenüber den Diploiden = 100 angegeben.*

Genotyp	Trockensubstanz %	Aschenanteil %	Organische Substanz %
2nZu/4nZu	−23,5	−16,7	−25,0
2nFu/4nFu	−34,5	−18,8	−37,1
2nZu × 2nFu/4nZu × 4nFu	−24,3	−14,5	−26,3
2nFu × 2nZu/4nFu × 4nZu	−33,3	−28,6	−34,3

scheint im Augenblick noch nicht möglich. In diesem Zusammenhang muß auf die deutliche Parallele hingewiesen werden, die zwischen diesen an jungen, wachsenden Blättern gewonnenen Werten und den in Tabelle 3 wiedergegebenen Zahlen besteht, die bei Untersuchungen, die an reifen Rübenkörpern durchgeführt wurden, erhalten wurden. Hier zeigen sich grundsätzlich die gleichen Gesetzmäßigkeiten wie bei den jungen, noch wachsenden Blättern. Auf der diploiden und tetraploiden Stufe vermindert sich das Zuckerprozent in gleichem Maße von 100% auf rund 40% um etwa 60%. Beide F_1-Generationen sind diploid nicht faßbar unterschieden, dagegen auf der tetraploiden Stufe deutlich unterschieden und in ihren Werten nach der jeweiligen Mutter hin verschoben. Es ergeben sich dabei folgende Werte: 2n = 100:70, also mit einer Verminderung von 30%, 4n = 100:74:62, also ein Abfall um 26% bzw. 38%. Das Gewicht beider 2n-F_1-Generationen erhöht sich um fast 99% auf etwa das Doppelte, während auf der 4n-Stufe sich der Wert im 4nZu-Plasmon um 67%, im 4nFu-Plasmon um 84% steigert — alles auf die Werte des jeweiligen Zu-Elters bezogen. Das relative Gewicht des 2n-Fu-Elters liegt 119% über dem des Kreuzungspartners, auf der 4n-Stufe beträgt der gleiche Wert nur 109%.

Aus den Werten für Zuckerprozent und Durchschnittsgewicht ergibt sich der Zuckerertrag der einzelnen Rübe bzw. einer Nachkommenschaft. Er liegt (s. Tabelle 1) bei den diploiden F_1-Generationen mit 29% über dem des Zu-Elters und übertrifft damit die Werte der 4n-Bastarde (s. Tabelle 2) — 27% im 4n-Zu-Plasmon, 13% im 4n-Fu-Plasmon — teilweise erheblich.

Die verschiedenen Fälle von Reziprokenverschiedenheiten zeigen deutlich, daß in diesen quantitativ und qualitativ verschieden ablaufenden physiologischen Reaktionsketten das Plasma als genetisches Element, a's Plasmon, beteiligt ist, denn gleiche Genomkombinationen kommen im Zusammenspiel mit der plasmatischen Komponente zu sehr unterschiedlichen Phänotypenbildungen. Auffällig ist hierbei, daß das Protoplasma hier gerade die Gruppen von Eigenschaften genetisch zum mindesten stark beeinflußt, an deren Entwicklung und Ausprägung es auch physiologisch fast ausschließlich beteiligt ist. Die Aufnahme von Nährsalzen aus der Bodenlösung erfolgt durch das Ektoplasma der Wurzelhaarzellen und wird dort quantitativ und qualitativ gesteuert. Sie ist allein an diese plasmatischen Grenzflächen gebunden. Aschenmenge und Aschenzusammensetzung hängt wieder nur von den Salzen ab, die auf diesem Wege von den Pflanzen aufgenommen werden. Menge und Zusammensetzung der Asche in allen Zellen werden bestimmt durch das Aufnahme- und Auswahlvermögen der aufnehmenden Plasmaoberfläche in diesen Zellen. Mit der organischen Komponente der Trockensubstanz liegen die Verhältnisse grundsätzlich entsprechend.

Alle Vorgänge der Eiweißbildung laufen im Plasma ab, die Assimilation der Kohlenhydrate ist an die zum physiologischen Plasma gehörigen Chloroplasten gebunden.

Wenn sich aus den vorliegenden Untersuchungen ergibt, daß an vielen dieser Aufbaugrundvorgänge das Plasma nicht nur als physiologisches, sondern auch als genetisches Objekt, als Plasmon, beteiligt ist, so darf man darüber nicht das Wirken vieler spezifischer Gene übersehen, wenn sie auch oftmals noch nicht im einzelnen in der Analyse zu fassen sind. Wenn das Plasmon als die genetische Grundsubstanz anzusehen ist, die grundsätzlich den Ablauf der wichtigsten Lebensabläufe bestimmt, so werden in jedem Falle Gene wirksam sein, die im einzelnen die *quantitativen* Beziehungen dieser Vorgänge regeln. Sie sind, da im mendelistischen Experiment leichter faßbar, meist eher bekannt als die genetische Plasmakomponente. Diese gibt sich nur im reziproken Kreuzungsversuch zu erkennen, mit folgender Nachkommenschaftsanalyse. Aus einer Anzahl von genetischen Untersuchungen an anderen Objekten wissen wir, daß z. B. für die Assimilationsintensität gut faßbare Gene verantwortlich sind. Alle diese oben geschilderten Versuche sind ein weiterer experimenteller Beitrag zur Brechung der Vorstellung vom Kernmonopol. Alles deutet darauf hin, daß die erbliche Grundlage für wesentliche Lebensvorgänge, wie Nährsalzaufnahme, Eiweiß- und Kohlenhydratassimilation, genetisch an das Plasmon gebunden sind. Das Plasmon wird damit aber nicht allein zum Substrat aller Formbildungsvorgänge und ausführendes Organ aller stoffwechselphysiologischen Prozesse für die wirkenden Gene, sondern es tritt im Rahmen des Sinnvollen als ein ebenbürtiges und selbständiges Element neben das Genom. Das entwicklungsphysiologisch fein abgestimmte Zusammenwirken dieser beiden genetischen Elemente gewährleistet allein den geordneten Ablauf aller Lebensvorgänge und damit die ausgeglichene Gestaltung aller Organe und Gewebe.

Wie ist nun die Tatsache zu deuten, daß die plasmatischen Unterschiede der verschiedenen Valenzen nicht gleich sind? Ein Schlüssel zum Verständnis kann es sein, daß Zucker- und Futterrüben mit Verdoppelung der Genome die Fähigkeiten zur Trockensubstanzbildung, zum Aufbau organischer Substanz und zur Nährsalzaufnahme in verschieden hohem Grade abwandeln. Ob mit dieser quantitativen Änderung auch eine qualitative Hand in Hand geht, ist besonders bei der Salzaufnahme zu vermuten, bedarf aber noch der Bestätigung durch das Experiment. Die Leistungsunterschiede nach Tetraploidie bei beiden *Beta*-Rüben haben ihre Wurzeln in der genetisch festgelegten Kern-Plasma-Relation. Auf mechanische Verdoppelung der Kernmasse reagiert bei beiden Arten das Plasma sowohl in genetischer, wie damit auch in physiologischer Hinsicht verschieden. Diese Tatsache findet

ihren Niederschlag in den für Trockensubstanz, organische Substanz und Gesamtasche ermittelten Produktionszahlen. Der von der verdoppelten Kernmenge ausgehende Einfluß auf das Plasma — dabei ist es gleichgültig, ob man diese Wirkung enzymatisch deutet oder einem anderen Bilde den Vorzug gibt — bewirkt das Entstehen einer geänderten Beziehung von Kern und Plasma, die man als „Dauermodifikation" bezeichnen kann. Diese neue Beziehung von Kern und Plasma ändert die Variationsbreite vieler morphologischer und physiologischer Eigenschaften, jedoch nur für die Dauer des Zusammenwirkens dieses neuen tetraploiden Genoms mit dem von ihm modifizierten Plasma. Während mit Tetraploidie anfangs nur die Kernmasse verdoppelt wird — gleichgültig mit welcher Methode dies erreicht wird —, ändert sich im Plasmaanteil zunächst nichts Wesentliches. Es muß sich die Aktivität der Gene mit der Plasmamenge in der Zelle begnügen, die im Normalfall dem diploiden Kern als Material der Gestaltung zur Verfügung stehen. Diese Formulierung hat aber nur für den Beginn der 4n-Phase Gültigkeit. Mit beginnendem Wachstum der tetraploiden Gewebe, Organe bzw. des ganzen Organismus wird die verdoppelte Genmenge die Assimilationsfähigkeit, und damit Vermehrungs- und Wachstumsfähigkeit, des Plasmas in jeder Zelle mit verdoppeltem Genom in einer bestimmten Richtung und auf Dauer ändern. Richtung und Grad dieser Änderung sind art- und sippenspezifisch. Der neue Phänotypus spielt sich erst auf eine bestimmte Mitte ein, die neue Kern-Plasma-Relation wird bestimmt von der Zellvergrößerungskonstante k, die in jedem Falle experimentell erfaßt werden kann.

Wenn von zwei auf Zusammenarbeit angewiesenen Komponenten die eine quantitativ abgewandelt wird, muß sich zwangsläufig auch die Resultante aus diesem Zusammenspiel ändern.

K	(Kern)	P	(Plasmon)	= E	(Phänotypus)
2 K		P		E′	

Aus diesen Überlegungen ergibt sich, daß (E:E′)Zu und (E:E′)Fu verschieden sein müssen, da der Faktor k für die beiden Arten nicht gleich ist. Damit ist aber auch gesagt, daß der sippen- und artspezifische Wert dieses k von der Art der vorhandenen Gene wahrscheinlich entscheidend mitbestimmt wird.

Ein Versuch, diese Überlegungen in einem Bilde anschaulich zu machen, führt zu der folgenden, in Abb. 5 wiedergegebenen graphischen Darstellung. Mit Verdoppelung zeigt nun das tetraploide Genom als eine neue Wirkungseinheit im Zusammenspiel mit der plasmatischen Komponente eine quantitativ und qualitativ abgewandelte Leistung gegenüber der diploiden Phase. Nimmt man an, daß bei einer diploiden Pflanze irgendeine Eigenschaft durch das Zusammenwirken von zwei

verschiedenen Genen mit dem 2n-Plasmon bestimmt wird, so sind in jedem Falle die beteiligten 3 Komponenten — die beiden Gene und das Plasmon (das wir in diesem Stadium unserer Kenntnisse grob als eine Einheit betrachten wollen) — in ihren Wirkungen auf das feinste aufeinander abgestimmt. Diese Abstimmung der Elemente führt zu einem ausgeglichenen Ablauf der stoffwechselphysiologischen Vorgänge und damit zu einer harmonischen Organgestaltung. Dieses Gleichgewicht der Kräfte das nur im Rahmen der normalen Variabilität

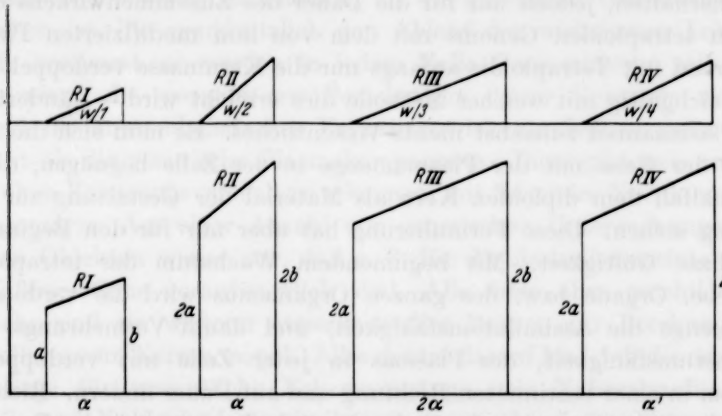


Abb. 5. Schematische Darstellung des Zusammenwirkens der beiden Gene *a* und *b* mit dem Plasmon α zu der Resultante *R I*, nach Tetraploidie mit einem unveränderten Plasmon α zu einer Resultante *R II*, nach Tetraploidie und angenommener Verdoppelung des Plasmons *2a* zu einer Resultante *R III* und nach Tetraploidie mit einem durch die nun in verdoppelter Anzahl vorhandenen Gene mit dem durch sie modifizierten Plasmon α' zu einer Resultante *R IV*. Die Resultanten sind, wie im oberen Teile des Schaubildes zu ersehen ist, in Vektorenform wiedergegeben. Jeder Vektor ist durch Richtung (Winkel w_1—w_4) und Länge gekennzeichnet.

schwanken kann, wird durch die Genomverdoppelung im Anfang nachhaltig gestört. Erst allmählich kann sich nach mengenmäßiger Verdoppelung des einen Partners der Gene, ein neues Gleichgewicht herausbilden. Dieses neue Gleichgewicht stellt, genetisch-entwicklungsphysiologisch betrachtet, eine echte Dauermodifikation dar. Die Verdoppelung der Gene wirkt sich in zweierlei Richtung aus. Einmal wirken sie sich auf das 2n-Plasma aus, dann aber beeinflussen sich die verdoppelten Gene gegenseitig. Das Aufeinandereinspielen dieser Kräfte geht nicht bei allen Formen und auch nicht für alle Eigenschaftsausprägungen gleich glatt und schnell vonstatten, sondern stellt sich oft erst gegen Ende der Vegetationsperiode ein. In manchen Fällen kommt es zu diesem Gleichgewicht erst in den Folgegenerationen — wobei es gleichgültig ist, ob es sich dabei um Sämlings- oder Stecklingsgenerationen handelt.

Das tetraploide Genom wirkt nun auf das nur in „einfacher" Menge vorhandene Plasma und modifiziert für Dauer tiefgreifend die physio-

logischen und damit die morphologischen Vorgänge. Aus der Fülle der sich in ein neues Gleichgewicht einspielenden Eigenschaften seien hier nur die Änderungen der Permeabilität und Viskosität des physiologischen Plasmas und in Beziehung hierzu Zellsaft, osmotischer Wert und Plastidengröße genannt. Man kann sich vorstellen, daß die Änderungen dieser Plasmaeigenschaften darauf zurückzuführen sind, daß in jedem Falle die zweifache Zahl von Genen eine verdoppelte „Enzymaktivität" auf das „einfache" Plasma ausüben und damit im physiologischen Plasma eine Änderung im Ablauf der entsprechenden stofflichen Vorgänge bewirkt.

Ferner besteht die grundsätzliche Möglichkeit, daß einzelne Gene, die im diploiden Satz nicht oder nur teilweise wirksam sind, nach Verdoppelung in Reaktionsketten mit eingreifen, an deren Ablauf sie auf der diploiden Phase nicht beteiligt waren. Auf dieser Grundlage sind sicher eine ganze Anzahl von Erscheinungen zu deuten, die allein aus der Genomverdoppelung nicht verständlich sind. Hierzu gehören sicher alle die Fälle ausgesprochener quantitativer Verschiedenheiten innerhalb polyploider Reihen.

Die quantitativen und qualitativen Beziehungen von verschiedenen Genen und dem zugehörigen Plasmon bei der Ausprägung einer Eigenschaft auf dem 2n- und 4n-Stadium lassen sich in einer einfachen graphischen Darstellung veranschaulichen. Im vorliegenden Falle soll es sich um eine von dem Wirken zweier Gene gesteuerte Eigenschaft handeln. Auf der Abszisse eines Koordinatensystems ist im Fall 1 (diploid) der Wert für das Plasmon eingetragen, dem auf der Ordinate die Werte a_1 und b_1 der beiden beteiligten Gene zugeordnet sind. Die die Eigenschaftsausprägung R I wiedergebende Resultante aus dem Zusammenspiel der genomatischen und plasmonischen Komponente ist durch 2 Merkmale gekennzeichnet: den durch die Länge gegebenen absoluten Wert und den Neigungswinkel w_1 gegen die Abszisse, der die Richtung zeigt und festlegt. Die absolute Länge gibt die meßbaren, quantitativen Verhältnisse der Eigenschaften an, der Winkel zeigt, in welcher Richtung die Ausgestaltung der Eigenschaft erfolgt.

Im Fall 2 (tetraploid Anfangsstadium) sind nach vorgenommener Tetraploidisierung die Gene a_1 und b_1 zu $2\,a_1$ und $2\,b_1$ verdoppelt, während das Plasmon von dieser quantitativen Änderung unberührt bleibt. Die aus dieser Situation sich ergebende Resultante *R II* ist nach absoluter Richtung und Länge von *R I* unterschieden. Dies zeigt sich in dem oberen Teil der graphischen Darstellung, in dem die Resultanten (*R I*—*R IV*) als Vektoren eingezeichnet sind.

Würde, wie im Fall 3 gezeigt, mit der Genomverdoppelung nach Tetraploidie eine Plasmonverdoppelung Hand in Hand gehen, so würde sich aus dem Zusammenwirken von $(2\,a_1 \pm 2\,b_1)\,2$ eine Resultante *R III* ergeben, die zwar den gleichen Neigungswinkel ($w_3 = w_1$) hat, aber

die doppelte absolute Länge ($R\,III = 2 \times R\,I$). Das würde bedeuten, daß die Organe solcher 4n-Pflanzen zwar in der Gestalt denen der Diploiden im mathematischen Sinne „ähnlich", in der absoluten Größe aber verdoppelt wären. Eine bei fast allen Zellen und Organen polyploider Pflanzen feststellbare Verschiebung der Proportionen wäre dann nicht möglich.

Beide Fälle — 2 und 3 — stellen nur Annahmen dar, deren Realisierung nur annäherungsweise und im Grenzfall denkmöglich ist. Denn nach der Herstellung des 4n-Chromosomensatzes bleibt weder das physiologische, und damit auch das genetische Plasma unmodifiziert „diploides" Plasma (Fall 2), noch erfolgt eine mechanische Verdoppelung zu einem mengenmäßig verdoppelten „tetraploiden" Plasma (Fall 3).

Vielmehr erfährt das Plasma unter dem Einfluß der verdoppelten Genmasse eine für die Dauer erfolgende Modifikation von α nach α', die zu einer Resultante $R\,IV$ führt. Der Grad der Modifizierbarkeit des Plasmons α nach α' ist art- bzw. sippenspezifisch und bestimmt absoluten Wert und Richtung der gefundenen Resultante IV des neuen 4n-Phänotypus. Das heißt aber, daß bis auf die ganz wenigen, oben als möglich dargestellten Grenzfälle nicht nur die absolute Größe, sondern auch die Richtung abgewandelt sind. In der Wirklichkeit polyploider Formen bedeutet dies also, daß auf Grund dieser Überlegungen die Tatsachen der mehr oder minder ausgeprägten Proportionsverschiebungen nach Tetraploidie verständlicher werden. Auch für die bei den 4 triploiden Zucker-Futterrübenbastarden gemachten Feststellungen haben die hier gemachten Überlegungen ihre Richtigkeit und gestatten, die gefundenen Tatsachen in ein allgemeineres und umfassendes Bild fruchtbar einzuordnen. Bei allen diesen triploiden Kreuzungen kommen die Wirkungen von Plasmonen und Genomen sehr viel deutlicher zum Ausdruck als bei den balanzierten Verbindungen auf der diploiden und tetraploiden Stufe. So sind, wie auf Tabelle 3 zu ersehen ist, z. B. die Triploiden mit einem Zucker- und zwei Futterrübengenomen mit 16,1% und 13,4% wesentlich zuckerärmer als die Triploiden, die zwei Zuckerrüben- und nur ein Futterrübengenom besitzen (21,2% und 16,8%). Dies ist eine ausgesprochene Genwirkung. Daß die gleichen Genomkombinationen so große gesicherte Unterschiede aufweisen, ist allein eine Wirkung der verschiedenen Plasmone, in denen sich die gleichen „Zuckerbildungsgene" nicht gleich stark realisieren können. Allerdings erfolgt diese Realisierung nicht nach starren mechanischen Gesetzen, wie man vielleicht nach den einfachen quantitativen Genomverhältnissen annehmen möchte. So ist das Zuckerprozent der Triploiden 4nZu × 2nFu mit 21,2% sehr viel näher dem zuckerreicheren 4nZu-Elter von 23,2%, als die Kombination 4nFu × 2nZu mit 13,4% dem zuckerärmeren 4nFu-Elter, der 9% aufweist. Daraus

läßt sich ableiten, daß das 4n-Zu-Plasmon in einem weit höheren Grade fördernd auf die Zuckerbildungsgene wirkt, als das 4n-Fu-Plasmon hemmt. Ein Zu-Genom im 2n-Zu-Plasmon führt zu der gleichen Leistung (16,1%), wie zwei Zu-Genome im 4n-Fu-Plasmon. Während sich also die Zuckerbildungsgene im eigenen Plasmon — gleich, ob es auf der diploiden oder tetraploiden Stufe ist — besser verwirklichen als die entsprechenden Allele aus dem Futterrübengenom, liegen die Verhältnisse bei den den Massenwuchs des Rübenkörpers steuernden Genen des Fu-Genoms gerade umgekehrt. Sie setzen sich im eigenen 2n- und 4n-Plasmon am besten durch. Sie wirken aber auch im fremden 2n- und 4n-Zu-Plasmon sehr viel stärker, als ihrem mengenmäßigen Anteil gemäß zu erwarten ist. So ist es verständlich, daß der Zuckerertrag mit 42% über dem Wert der 2n-Zuckerrüben dort am höchsten ist, wo die Wirkung der Zuckerbildungsgene und der Massenwuchsgene über das aus den quantitativen Verhältnissen zu erwartende Maß gesteigert sind, bei den Triploiden mit der Konstitution 4nZu×2nFu.

So zeigen diese bei den 4 Triploiden gemachten Feststellungen erneut, daß das Plasmon nicht das mechanische Realisierungselement der jeweiligen Genomkombinationen, sondern vielmehr ein in sich selbständiger Faktor ist, der in Zusammenarbeit mit dem gegebenen Genbestand Richtung und Stärke des Ablaufes aller Lebensvorgänge regelt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Es wird eine morphologische Analyse und ein Vergleich des Zuckerprozentes, des Gewichtes und des Zuckerertrages bei diploiden und tetraploiden reziproken Kreuzungen von Zucker- und Futterrüben gegeben.

2. Bei der reziproken Kreuzung tetraploider Zucker- und Futterrüben treten in beiden F_1-Generationen in allen meßbaren Eigenschaften mehr oder minder deutlich ausgeprägte, vom Plasmon bestimmte Verschiedenheiten auf, die bei der entsprechenden diploiden Kreuzung nur zeitweilig und andeutungsweise festzustellen sind.

3. Eine entsprechende Untersuchung wird an den 4 aus der Kombination von 2n- und 4n-Zucker- und Futter üben möglichen triploiden Bastarden durchgeführt.

4. Auch bei diesen Formen erweist sich das Plasmon als ein selbständiges genetisches Element. Es vollbringt im Zusammenspiel mit dem jeweiligen Genomkomplex Leistungen, wie sie nach der Zahl der beteiligten wirksamen Genome eigentlich nicht zu erwarten sind.

5. Es wird der Versuch einer theoretischen Deutung dieser Erscheinungen im Rahmen einer Gesamtdiskussion des Kern-Plasma-Problems gemacht und ein neues Bild zur Veranschaulichung dieser Tatsachen gegeben.

Literatur.

1. Becker, Gustav: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. III. Osmotischer Wert heteroploider Pflanzen. Z. Abstamm.lehre **60**, 17 (1931). — 2. Correns, Carl: Gesammelte Abhandlungen zur Vererbungswissenschaft aus periodischen Zeitschriften 1899—1924. Berlin 1924. — 3. Correns, Carl: Nicht mendelnde Vererbung. Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. II. 1937. — 4. Dellingshausen, M. v.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. V. Permeabilitätsstudien an zwei genetisch verschiedenen Plasmen. Planta (Berl.) **23**, 604 (1935). — 5. Dellingshausen, M. v.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Studien an *Epilobium*. VIII. Planta (Berl.) **25**, 282 (1936). — 6. Michaelis, P.: Über einige Abänderungen an reziprok verschiedenen *Epilobium hirsutum*-Bastarden. Z. Abstamm.lehre **82**, 197 (1948). — 7. Michaelis, P. u. G.: Über die Konstanz des Zytoplasmons bei *Epilobium*. Planta (Berl.) **35**, 467 (1948). (Dort weitere Schrifttumsangaben über Untersuchungen an *Epilobium*.) — 8. Renner, O.: Eiplasma und Pollenschlauchplasma bei den Oenotheren. Z. Abstamm.lehre **27**, 235 (1922). — 9. Renner, O.: Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. Math.-phys. Kl., Sächs. Akad. Wiss. Leipzig **86**, 241 (1934). — 10. Renner, O.: Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora (Jena), N. F. **30** (1936). — 11. Ross, H.: Plasmonbedingte gerichtete Erbvariation an Seitentrieben, Ausläufern und Rosetten von *Epilobium*-Bastarden. Naturw. **33**, 316 (1946). — 12. Ross, H.: Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobium*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursache der reziproken Unterschiede. IV. Die verschiedene Ausbildung der reziproken Unterschiede in tageslängenabhängigen und anderen Wuchsformen und die modifikativen Enthemmungen. Z. Abstamm.lehre **82**, 98 (1948). — 13. Ross, H.: V. Über die Peroxydaseaktivität in gehemmten und enthemmten Wuchsformen reziproker *Epilobium*-Bastarde mit der *hirsutum*-Sippe Jena. Z. Abstamm.lehre **82**, 187 (1948). — 14. Sirks, M. J.: Plasmatic influences upon the inheritance in *Vicia Faba*. I. The elimination of a whole linkage-group in the plasm of *V. F. minor*. Proc. Kon. Akad. Amsterd. **34**, 1057 (1931). — 15. Sirks, M. J.: Plasmatic influences upon the inheritance in *Vicia Faba*. II. Different plasmatic reactions upon identical genotypes. Proc. Kon. Akad. Amsterd. **34**, 1164 (1931). — 16. Schlösser, L. A.: Beitrag zu einer physiologischen Theorie der plasmatischen Vererbung. Z. Abstamm.lehre **69**, 159 (1935). — 17. Schlösser, L. A.: Untersuchungen an autoploiden Zuckerrüben. I. Z. Wirtschaftsgr. Zuckerindustr. **90**, 89 (1940). — 18. Schlösser, L. A.: Physiologische Untersuchungen an polyploiden Pflanzenreihen. Forschungsdienst **10**, 28 (1940). — 19. Wettstein, Fr. v.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Z. Abstamm.lehre **33** (1924). — 20. Wettstein, Fr. v.: Über plasmatische Vererbung sowie Plasma- und Genwirkung. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1926**, 250. — 21. Wettstein, Fr. v.: Über plasmatische Vererbung und das Zusammenwirken von Genen und Plasma. Ber. dtsch. bot. Ges. **46**, 32 (1928). — 22. Wettstein, Fr. v.: Über plasmatische Vererbung sowie Plasma- und Genwirkung. II. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1930**, 109.

Dozent Dr. Ludwig Arnold Schlösser, (20b) Einbeck, Kapellenstr. 2, Rabbethge & Giesecke, Saatzucht-GmbH.

Planta, Bd. 37, S. 565—594 (1949).

DIE MESSUNG VON BODENSAUGKRÄFTEN MIT TENSIOMETERN.

Von

ELSE FLEISCHHAUER-BINZ.

Mit 11 Textabbildungen.

(Eingegangen am 26. März 1949.)

Zur Messung niederer Bodensaugkräfte bis zu 1 Atm. wurde von amerikanischen und englischen Autoren in den letzten Jahren häufig die Tensiometermethode benutzt, auf die WALTER in den Fortschritten der Botanik 1940 aufmerksam machte. Das Instrument wurde aus dem Bedürfnis heraus entwickelt, die Bodensaugkraft in kurzer Zeit, fortlaufend an genau der gleichen Stelle und unter natürlichen Bedingungen zu bestimmen. Dies war mit Hilfe der bisherigen Methoden nicht möglich gewesen. Berücksichtigt man dann noch, daß die Tensiometermethode größenordnungsmäßig viel wahrscheinlichere Werte ergibt als z. B. die URSPRUNGsche Kapillarmethode, so erscheint es notwendig, sich näher mit dieser Methode zu befassen, sie nachzuprüfen und gegebenenfalls auch in die deutsche ökologische Forschung einzuführen. Zu diesem Zweck wurden zunächst einmal die zahlreichen ausländischen Arbeiten zusammengestellt und dann auch zahlreiche Versuche zur Nachprüfung durchgeführt[1].

I. Bau des Apparates.

Das Prinzip des Tensiometers, das auch als "capillary potentiometer", "soil hygrometer" oder "soil moisture meter" b zeichnet wurde, ist schon relativ alt und wurde sowohl für Bodensaugkraftmessungen, als auch zum Konstanthalten des Bodenwassergehaltes nach dem Prinzip des Autoirrigators von LIVINGSTON benützt. Ein poröser Körper, der nach Wassersättigung für Luft undurchlässig ist, steht mit einem

[1] Die Arbeit wurde in den Botanischen Instituten der Technischen Hochschule Stuttgart und der ehemaligen deutschen Universität in Straßburg ausgeführt. Den Herren Professoren WALTER und FIRBAS danke ich herzlich für die zahlreichen Anregungen, die sie mir im Verlauf der Arbeit gaben. Die Hygroskopizitätswerte wurden am Pflanzenbau-Institut der ehemaligen Universität Königsberg bestimmt. Herrn Prof. NICOLAISEN sei dafür auch an dieser Stelle mein bester Dank ausgesprochen. Die Arbeit wurde noch vor Kriegsende in der „Angewandten Botanik" in Druck gegeben und gesetzt. Da diese Zeitschrift bis heute nicht wieder erscheinen konnte, erklärte sich Herr Dr. SNELL auf meine Bitte freundlicherweise bereit, die Arbeit zur Drucklegung an anderer Stelle wieder freizugeben.

Manometer in Verbindung. Nachdem der Körper in den Boden eingegraben wurde, wird das System mit Wasser gefüllt, die Kapillaren des Bodens setzen sich dann mit denen des porösen Körpers in Verbindung und es stellt sich ein Gleichgewicht ein. Trockener Boden wird dem porösen Körper so lange Wasser entziehen, bis die Kraft, mit der das Wasser im porösen Körper zurückgehalten wird, gleich der Saugkraft des Bodens geworden ist. Die Bodensaugkraft kann also im Gleichgewichtszustand am Manometer abgelesen werden. Mit Hilfe dieses Apparates bestimmte KORNEV 1924 die Abhängigkeit der Bodensaugkraft vom Bodenwassergehalt. HEATH benützte ihn 1929 zur Kontrolle des Wassergehaltes von Sandkulturen, indem er durch tägliche Wasserzugabe das Manometer auf einem konstanten Stand hielt, und RICHARDS und BLOOD (1934) hielten die Bodensaugkraft in ihren Versuchen ebenfalls mit seiner Hilfe konstant, nur daß sie das Wasser nach dem Prinzip des LIVINGSTONschen Autoirrigators zufließen ließen. Auch GRADMANN verwendete schon 1928 eine auf dem gleichen Prinzip beruhende Methode zur Feststellung kleiner Saugkräfte des Bodens.

So einfach die Methode an sich ist, so traten im Laufe der Versuche doch verschiedene Schwierigkeiten auf, deren größte darin bestand, daß es bei höheren Saugkräften nicht möglich war, das System luftfrei zu halten. Daher wurden von den Amerikanern kompliziertere Apparate ausgearbeitet, die sich unterdessen auch in Feldversuchen bewährt haben. Derjenige von ROGERS soll hier näher beschrieben werden.

Wichtig ist zunächst die Wahl des porösen Körpers. Es zeigte sich, daß die für gewöhnlich verwendeten dünnwandigen Tonzellen schon bei einem Druck von 35 cm Hg Luft durchließen. ROGERS stellte sich daher sehr dickwandige poröse Gefäße her, deren genaue Materialzusammensetzung nicht angegeben wird. Es wird bei ihm nur von „Steingut besonderer Mischung" gesprochen, während STOECKELER und AAMODT ihre porösen Zellen aus unglasiertem Blumentopfton herstellten. Diese Gefäße halten einen Unterdruck von 60 cm Hg aus. Darüber hinaus dringt auch in sie Luft ein. Das Quecksilber bleibt dann auf ungefähr derselben Höhe stehen, bis das Gefäß mit Luft gefüllt ist, um dann langsam zu sinken. Es ist somit eine Vorrichtung nötig, um den Apparat frisch zu füllen, ohne die Zelle auszugraben. ROGERS benützte folgende Konstruktion (Abb. 1): Der poröse Körper *P* ist durch das Messingstück *M* mit einer 3-mm-Kupferröhre *K* verbunden. Die luftdichte Verbindung von *P* und *M* wird durch den dicken, mit Draht umwickelten Gummischlauch *G* erreicht, dessen Enden *E* versiegelt sind. *K* führt zu dem Manometer *A* und ist mit diesem durch ein Messingstück *S* und einen 3-mm-Druckschlauch *D* verbunden. Die Kupfer-Messing-Verbindungen sind jeweils an den Stellen *L* gelötet. Das Manometer taucht in ein Gefäß mit Quecksilber und ist auf ein vertieftes Holz montiert. Über *M* wird innerhalb von *P* ein dünner Gummiballon *B* gezogen und *K* und *B* mit 50% ausgekochtem Glyzerin gefüllt, wobei *B* ungespannt befestigt wird, so daß die Saugkraft auf das Manometer übertragen werden kann. Durch diese Vorrichtung wird einmal das Eindringen von Luft in die Röhre, zum andern das Einfrieren während der kalten Jahreszeit verhindert. Zum Füllen von *P* dienen 2 Füllröhren *F* von 3 mm Durchmesser, die mit *M* verlötet werden und an den Enden luftdicht abzuschließen sind. Bei Laboratoriumsversuchen und

auch bei einigen Feldversuchen wurden die Füllröhren und der Gummiballon weggelassen. Die damit erhaltenen Kurven zeigten häufig einen Zickzackverlauf, da, wenn Luft in die Manometerröhre eingedrungen ist, die Temperaturschwankungen sich stark auswirken.

Einen ähnlich komplizierten Apparat beschreiben Richards und Gardner, während Stoeckeler und Aamodt für ihre Versuche ein einfacher gebautes Tensiometer benützten, dessen Bau aus Abb. 2 hervorgeht. Richards und Lamb schließlich verbanden ihre poröse Zelle durch ein T-Rohr mit dem Manometer. Dieses T-Rohr diente dann einmal zum Füllen des Instruments mit Wasser, zum andern zum Entfernen der angesammelten Luft.

Ein derart gebautes Instrument wurde zuerst auch zu meinen Versuchen benützt. Es zeigte sich aber, daß entgegen den Angaben der Amerikaner sich bei niederen Bodenwasser-

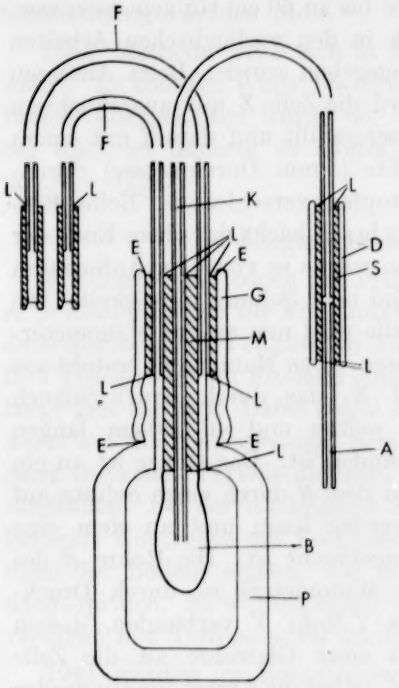


Abb. 1. Tensiometer nach Rogers. (Aus Rogers.) Erklärung im Text.

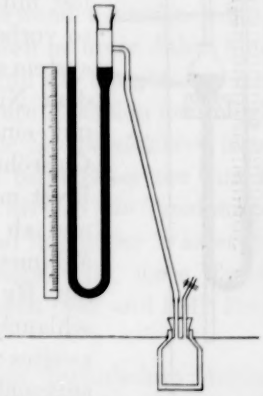


Abb. 2. Tensiometer nach Stoeckeler und Aamodt. (Aus Stoeckeler und Aamodt.)

gehalten das Gleichgewicht nur langsam einstellte, das Manometer oft plötzlich noch einmal stieg und nie genau gesagt werden konnte, ob nun das Gleichgewicht auch tatsächlich erreicht sei. Außerdem machte sich störend bemerkbar, daß beim Neufüllen des Apparates auch bei Einhalten aller Vorsichtsmaßnahmen das Manometer immer etwas sank und dann nur sehr langsam wieder stieg, so daß häufig vor Erreichen des ursprünglichen Wertes erneut Luft eingedrungen und ein abermaliges Füllen notwendig war. Auf diese Weise gingen im Freilandversuch oft gerade die interessantesten Werte verloren.

Um diesen Mängeln abzuhelfen, wurde das Instrument von Richards und Lamb kombiniert mit der Methode von Bordas und Mathieu[1]. Bei diesem von mir verwendeten Tensiometer besteht der untere Teil des Hg-Manometers aus Druckschlauch, so daß durch Heben oder Senken der offenen Seite des Manometers die Saugkraft reguliert werden

[1] Die Originalarbeiten waren mir leider nicht zugänglich.

kann. Der Apparat und seine Handhabung soll an Hand von Abb. 3 erklärt werden.

Die Tonzellen (2 cm Durchmesser, 10 cm Höhe, 0,25 cm Wanddicke) wurden von den Firmen P. Mittelbach, Göttingen und Wagner & Munz, München bezogen. Sie waren nicht alle zu verwenden, da in etwa 50% schon bei 40 cm Unterdruck Luft eindrang, jedoch konnten mit den übrigen Werte bis zu 60 cm Hg gemessen werden, was ja auch in den ausländischen Arbeiten als Grenzwert angegeben wurde. Beim Ansetzen des Apparates wird die Zelle *Z* mit ausgekochtem destilliertem Wasser gefüllt und darauf mit einem von einer Glasröhre (5 mm Durchmesser) durchbohrten Gummistopfen verschlossen. Beim Einfügen des Stopfens brach leicht das obere Ende der Zelle ab, deswegen wurde es vor dem Anfeuchten fest mit Isolierband oder Schnur umwickelt. Die so vorbereitete Zelle wird nun an das Manometersystem angeschlossen. Das Manometer besteht aus dem Niveaugefäß *N*, das durch Druckschlauch mit einer 5 mm weiten und 40—50 cm langen Glasröhre *R* verbunden ist. Das Ganze ist an ein Brett montiert, an dem *N* durch einen Schlitz auf und ab bewegt werden kann und an dem eine Millimeterskala angebracht ist. Die Röhre *R* des mit Hg gefüllten Manometers ist durch Druckschlauch mit dem Y-Rohr *Y* verbunden, dessen zweites Ende mit einer Glasröhre an die Zelle angeschlossen wird, wobei die Verbindungen wieder aus Druckschlauch bestehen. Durch *Y* wird das System nun mit ausgekochtem destilliertem Wasser gefüllt und *Y* oben (bei *O*) abgeklemmt. Das System wird darauf zunächst auf Luftdichte geprüft, indem *N* langsam gesenkt wird, wobei sich der Hg-Meniskus in *R* wohl auch etwas senken wird, es aber doch möglich sein muß, einen Unterdruck bis zu 55 cm einzustellen, ohne daß Luft in die Zelle eindringt. Nach dieser Prüfung wird die Zelle in den Boden eingegraben und das Manometer auf den vermuteten Saugkraftwert eingestellt. Steigt nun in den darauffolgenden Stunden der Hg-Meniskus in *R*, so wird durch Senken von *N* die angelegte Saugkraft um einige Zentimeter erhöht, erneut die Bewegung in *R* abgewartet und dies so lange fortgesetzt, bis der Hg-Meniskus in *R* fällt. Auf diese Weise gelingt es, den Saugkraftwert zwischen zwei Werte einzuengen und 1. rascher und 2. gesichertere Werte zu erzielen. Hat

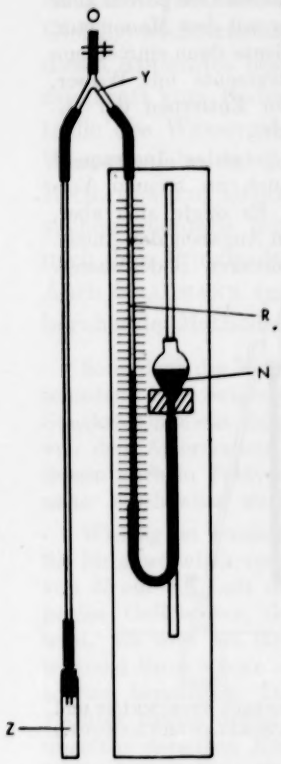


Abb. 3. Abgeändertes Tensiometer nach BORDAS und MATHIEU. Erklärung im Text.

sich in Y Luft angesammelt, so wird Y bei O geöffnet, N gehoben, dadurch die Luft entfernt, frisch gefüllt und sofort wieder auf den bis dahin erreichten Wert eingestellt. Der endgültige Saugkraftwert wird durch die Höhe der Quecksilbersäule in R über dem Meniskus in N ausgedrückt, also durch Ablesung der Menisci in R und N erhalten, wobei natürlich noch das Wasser in den zur Zelle führenden Röhren berücksichtigt werden muß.

Diese Methode hatte sich in Laboratoriumsversuchen sehr gut bewährt. Es konnten Werte bis 55 cm Hg gemessen werden. Bei höheren Bodenwassergehalten wurde der Wert schon in 3—4 Std festgestellt, bei niederen dauerte es häufig, um ganz sicher gehen zu können, mehrere Tage.

II. Saugkraftmessungen am Standort.

Wichtiger war jedoch die Prüfung des Apparates am Standort, da er ja hauptsächlich für Freilandversuche verwendet werden sollte. Die amerikanischen und englischen Autoren hatten mehrere Jahre hindurch ihre Tensiometer im Freiland eingegraben und die Saugkraftwerte über lange Zeit verfolgt. Dabei zeigte sich eine gute Reaktion der Saugkraftwerte auf die Niederschläge, derart, daß die Saugkraftkurve immer in einer trockenen Periode ansteigt, um dann beim Einsetzen von Regen abzufallen. Bei der Wichtigkeit der Frage, ob sich die Tensiometer für laufende Kontrollen der Bodensaugkraft und damit der Wasserverhältnisse des Bodens eignen, war es jedoch notwendig, diese Ergebnisse nachzuprüfen. Es wurden daher in den Jahren 1941 und 1942 Freilandversuche mit Tensiometern durchgeführt.

1941 wurden im Botanischen Garten der Technischen Hochschule Stuttgart 3 Versuchsstellen angelegt, in denen Tensiometer in verschiedenen Tiefen eingegraben waren und die den Niederschlägen ausgesetzt waren, und zwar:

1. Toniger Boden mit Rasen (Tensiometer in 10 und 20 cm),
2. Lauberde mit Sonnenblumen (Tensiometer in 10 und 30 cm),
3. schwach lehmige Ackererde mit Hafer (Tensiometer in 10 und 30 cm).

Beim Eingraben der Zelle in den Boden läßt es sich natürlich nicht vermeiden, daß in unmittelbarer Nähe der Zelle die Bodenstruktur zerstört wird. Bei senkrechtem Eingraben kann wohl ein Bodenbohrer benützt werden, wenn dieser aber einen größeren Durchmesser hat als die Zelle, muß der Boden etwas an die Zelle angedrückt werden, um eine gute Verbindung zu erreichen. Da mir ein geeigneter Bodenbohrer nicht zur Verfügung stand, ging ich folgendermaßen vor: Es wurde mit dem Spaten ein Profil ausgehoben, und in 20 bzw. 30 cm Tiefe

die senkrecht gestellte Tonzelle möglichst weit in die Wand hineingedrückt, so daß nur noch ein kleiner Teil ihrer Oberfläche mit der ausgehobenen Erde bedeckt werden mußte. In 10 cm Tiefe wurden die Zellen waagerecht eingegraben, da ja bei einem senkrechten Eingraben die Saugkraft von 5—15 cm Tiefe gemessen würde und so nahe der Oberfläche zwischen 5 und 15 cm beträchtliche Unterschiede bestehen können. Bei geeignetem leichtem Boden wurde die Zelle einfach waagerecht in die Wand des Profils gebohrt, bei stark tonigem oder steinigem Material mußte eine kleine Höhle ausgegraben werden, in die die Zelle dann wieder möglichst hineingedrückt wurde. Nach dem Eingraben der beiden Zellen wurde der ausgegrabene Boden wieder eingefüllt, und zwar natürlich in der richtigen Tiefenfolge. In diese ohnehin gestörte Stelle wurde dann auch das Brett, an dem das Manometer angebracht war, eingegraben, und zudem noch mit Draht an einem eingerammten Pfahl befestigt.

Die amerikanischen und englischen Autoren montierten die Manometer wetterfest in Holzkästen ein. Bei meinen Versuchen, bei denen es sich ja zunächst nur um eine Prüfung des Instruments handelte, wurde darauf verzichtet, die Manometer jedoch so aufgestellt, daß das Glas möglichst wenig direkte Sonnenstrahlung erhielt.

Die auf diese Weise eingegrabenen Tensiometer waren 2 Monate in Betrieb, während derer nie die geringste Störung auftrat. Im Verlaufe des Versuches zeigte sich eine gute Reaktion der Saugkraftwerte auf die Niederschläge (Abb. 4). Die Reaktion der Tensiometer auf die Niederschläge ist am besten bei den Tensiometern in 10 cm Tiefe (ausgezogene Kurven) zu verfolgen. In allen 3 Böden zeigt die Saugkraftkurve an regenlosen Tagen einen Anstieg, bleibt bei geringen Niederschlägen nahezu gleich und fällt bei starken Niederschlägen rasch ab. Bei allen 3 Kurven finden wir 5 Gipfel am Ende der trockenen Perioden vom 23.—29. 7., vom 2.—5. 8., vom 13.—16. 8., vom 22.—26. 8. und vom 2.—11. 9. und entsprechendes Abfallen der Kurven nach den Regenfällen am 30. 7., 6. 8., 17. 8., 27. 8. und 12. 9. Auch die Tensiometer in 30 bzw. 20 cm Tiefe (gestrichelte Kurven) zeigen im wesentlichen denselben Verlauf, nur steigen bei ihnen die Werte weniger hoch, da der Boden in dieser Tiefe schon nicht mehr so stark austrocknet.

Vergleichen wir die Kurven der tieferen Tensiometer mit denen der höheren, so können wir uns daraus ein Bild vom Eindringen des Wassers in den Boden machen. Während meist die Kurven der tieferen Tensiometer an den gleichen Tagen wie diejenigen der höheren Tensiometer einen Abfall zeigen, hinken sie manchmal etwas nach oder zeigen einen entgegengesetzten Verlauf. Am deutlichsten ist dies im September. Hier sanken nach einem Regenfall vom 11./12. die höheren Tensiometer in Ackererde und Rasen von 54,6 cm auf 45,1 cm bzw. von

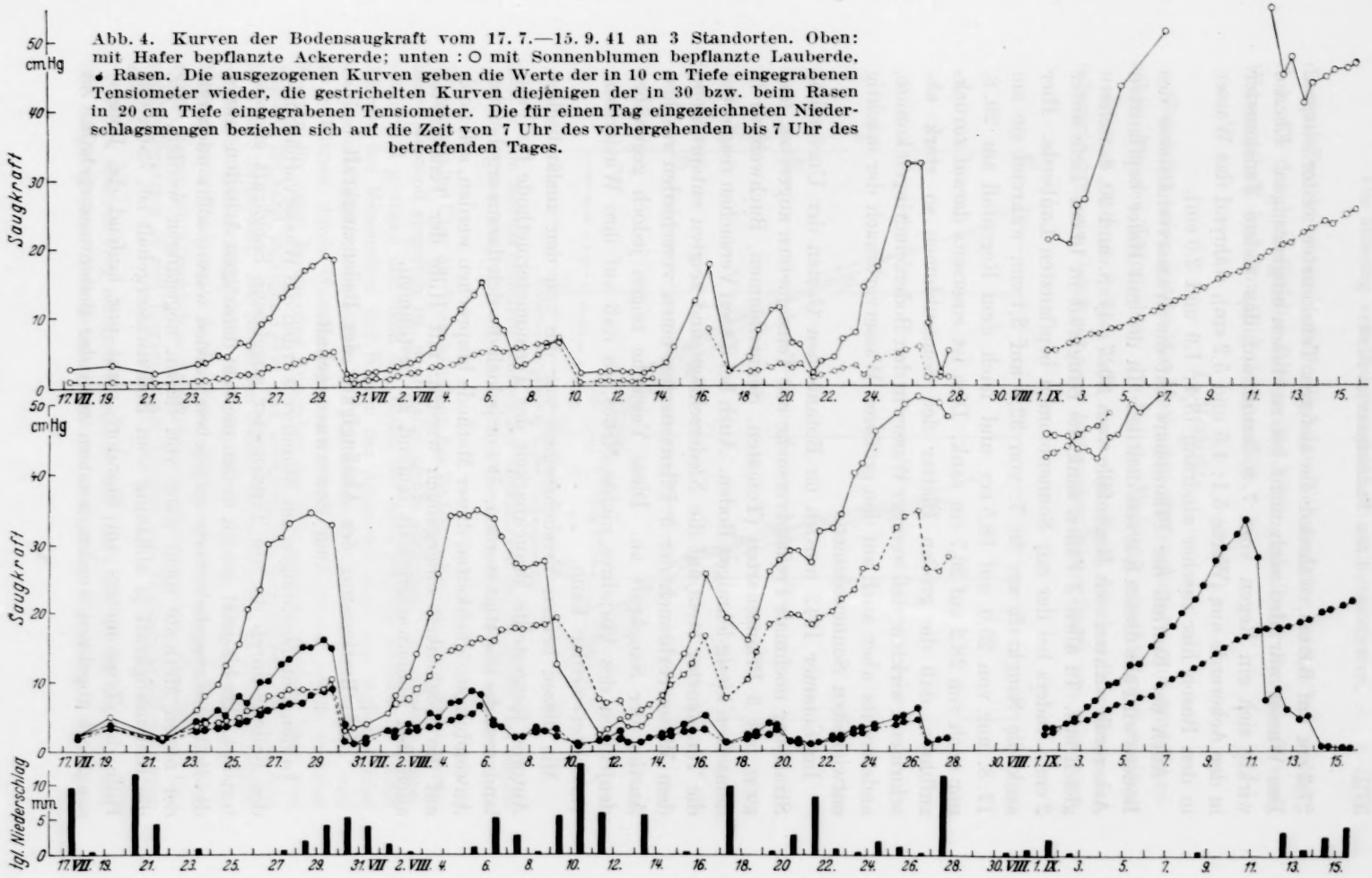


Abb. 4. Kurven der Bodensaugkraft vom 17. 7.—15. 9. 41 an 3 Standorten. Oben: mit Hafer bepflanzte Ackererde; unten: ○ mit Sonnenblumen bepflanzte Lauberde. ● Rasen. Die ausgezogenen Kurven geben die Werte der in 10 cm Tiefe eingegrabenen Tensiometer wieder, die gestrichelten Kurven diejenigen der in 30 bzw. beim Rasen in 20 cm Tiefe eingegrabenen Tensiometer. Die für einen Tag eingezeichneten Niederschlagsmengen beziehen sich auf die Zeit von 7 Uhr des vorhergehenden bis 7 Uhr des betreffenden Tages.

27,3 cm auf 6,8 cm, während die tieferen Tensiometer weiter stiegen. Das Wasser war also noch nicht bis zu diesen eingedrungen. Ebenso wirkte sich ein Regen vom 7. 8. kaum auf das tiefere Tensiometer in der Ackererde aus (Werte 5,1; 4,5 und 5,2 cm), während das Wasser in den Rasen hier rascher eindrang (3,4; 1,6 und 2,0 cm).

Auch der Einfluß der Pflanzenart auf die Wasserverhältnisse des Bodens wird aus diesen Kurven deutlich: In der mit Hafer bepflanzten Ackererde wirkten sich Regenfälle vom 30. 7., 17. 8. und 20. 8. nahezu gleich aus. In allen 3 Fällen sank die Saugkraft in 10 cm Tiefe unter 2 cm. Anders bei der mit Sonnenblumen bepflanzten Lauberde. Hier sank die Saugkraft am 30. 7. von 32,6 auf 3,1 cm, während sie am 17. 8. nur von 25,0 auf 18,5 cm und nach dem Regenfall am 20. 8. nur noch von 28,2 auf 26,7 cm sank. Dies ist einerseits darauf zurückzuführen, daß die großen Blätter der Sonnenblumen so stark abschirmend wirkten, daß weniger Wasser in den Boden eindringen konnte, andererseits aber auch auf den größeren Wasserverbrauch der mächtig entwickelten Sonnenblumen.

Im Sommer 1942 wurden im Botanischen Garten der Universität Straßburg nochmals Freilandversuche mit Tensiometern angesetzt, und zwar mit 3 Pflanzenarten (Tomaten, Sonnenblumen, Buchweizen) in demselben kiesig-lehmigen Boden. Auch bei diesen Versuchen reagierten die Tensiometer stets auf die Niederschläge und zeigten entsprechend dem Wasserverbrauch der 3 Pflanzenarten einen verschieden raschen Anstieg der Saugkraft an. Diese Versuche zeigen jedoch gegenüber denjenigen des Vorjahres nichts Neues, so daß auf ihre Wiedergabe verzichtet werden kann.

Mit diesen beiden Versuchsreihen war die von den ausländischen Autoren festgestellte Brauchbarkeit der Tensiometermethode für Freilandversuche bestätigt worden. Bevor jedoch die sich daraus ergebenden Anwendungsmöglichkeiten dieser Methode besprochen werden, soll noch auf die Möglichkeit eingegangen werden, mit Hilfe der Tensiometer auch den Bodenwassergehalt laufend zu bestimmen.

III. Bestimmung der Abhängigkeit der Bodensaugkraft vom Bodenwassergehalt.

In den Untersuchungen am Standort wurden die Wasserverhältnisse des Bodens durch die am Tensiometer abgelesene Saugkraft charakterisiert. Da bis jetzt jedoch in den meisten derartigen Arbeiten immer die Bodenwassergehaltswerte angegeben worden waren, sollte auch mit der neuen Methode nicht ganz von diesen abgegangen werden. Da die Bodensaugkraft ja abhängig vom Bodenwassergehalt ist, kann mit Hilfe des Tensiometers am Standort nicht nur laufend die Bodensaugkraft abgelesen werden, sondern auch der Bodenwassergehalt. Zu

diesem Zweck ist es notwendig, das Tensiometer zuerst zu eichen, d. h. für den betreffenden Boden die Abhängigkeit der Saugkraft vom Wassergehalt kurvenmäßig darzustellen.

1. Methode.

Zunächst seien wieder die Methoden der englischen und amerikanischen Autoren besprochen, die bei der Eichung verschieden vorgehen.

Rogers gräbt die poröse Zelle samt dem Brett, an dem das Manometer befestigt ist, in ein Gefäß mit einer bestimmten Menge Boden von bekanntem

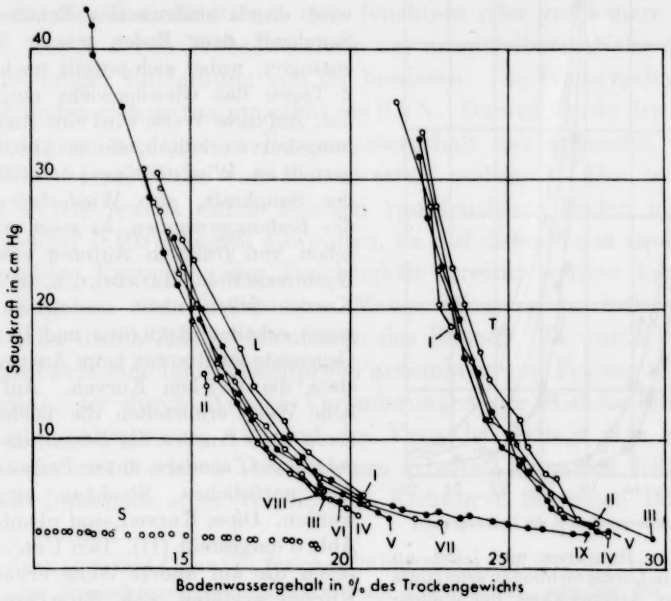


Abb. 5. Von Rogers ermittelte Kurven der Abhängigkeit der Saugkraft vom Bodenwassergehalt für Sand (*S*), Lehm (*L*) und Ton (*T*). (Aus Rogers.)

Wassergehalt. Über die Vorbehandlung des Bodens, ob er gesiebt oder im natürlichen Zustand eingefüllt ist, wird dabei nichts ausgesagt. Die gesamte Apparatur wird gewogen und dann der Boden der Austrocknung überlassen. Durch Ablesen des Manometers und Wiegen der Apparatur kann nun täglich einmal die Bodensaugkraft, zum andern der Bodenwassergehalt festgestellt werden, und zwar können durch Wasserzugaben am Ende des Versuchs jeweils mehrere Kurven für einen Boden ohne Ausgraben der Zelle erhalten werden. Diese von Rogers für Sand, sandigen Lehm und schweren Ton gewonnenen Kurven sind in Abb. 5 dargestellt. Die römischen Zahlen bezeichnen den nach Wasserzugabe erreichten Bodenwassergehalt. Es zeigt sich, daß die Übereinstimmung der Kurven keine ideale ist, d. h. daß beim gleichen Bodenwassergehalt in den einzelnen Versuchen verschiedene Saugkräfte gemessen wurden. Die kleinen Unregelmäßigkeiten in den Kurven führt Rogers auf Temperaturschwankungen zurück.

Einen anderen Weg schlagen Richards und Lamb ein, um die Abhängigkeit der Saugkraft vom Bodenwassergehalt zu bestimmen. Sie füllen 2,6 kg eines

bei 100° getrockneten Bodens in ein doppelwandiges Autoirrigatorgefäß (nach RICHARDS und BLOOD) von bekanntem Gewicht und dichten den Boden ab, um die Verdunstung zu verhindern. Der Bodenwassergehalt kann jeweils durch Wägung des Gefäßes bestimmt werden. In der Folge wird nun wie bei den Autoirrigatorversuchen verfahren, bei denen der Boden unter einer bestimmten Saugkraft gehalten wird und dabei entweder Wasser aufnimmt oder abgibt. Zunächst wird eine Saugkraft von 13,5 cm eingestellt. Der trockene Boden nimmt dabei aus dem Autoirrigatorgefäß Wasser auf, bis sich nach 10 Tagen ein bestimmter Bodenwassergehalt eingestellt hat. Darauf wird die Saugkraft auf 0 gebracht, wobei der Bodenwassergehalt steigt. Nun wird durch stufenweises Erhöhen der Saugkraft dem Boden wieder Wasser entzogen, wobei sich jeweils nach 1 bis 2 Tagen das Gleichgewicht eingestellt hat. Auf diese Weise wird eine Austrocknungskurve erhalten, die in Abb. 6 dargestellt ist. Wird die Kurve durch Senken der Saugkraft, also Wiederbefeuchten des Bodens gewonnen, so zeigt sich der schon von früheren Autoren erwähnte Hysteresiseffekt (HAINES), d. h. die beiden Kurven fallen nicht zusammen. Dagegen erhalten RICHARDS und LAMB im Gegensatz zu ROGERS beim Austrocknen stets die gleichen Kurven. Auf ähnliche Weise ermittelten die beiden Autoren auch Kurven für Böden, die nicht getrocknet, sondern unter Beibehaltung der natürlichen Struktur eingefüllt wurden. Diese Kurven sind ebenfalls in Abb. 6 dargestellt (II). Den Unterschied gegen die auf andere Weise erhaltenen Kurven erklären sich RICHARDS und LAMB damit, daß beim 2. Versuch der Boden aus einem Feld entnommen wurde, aus dem alle über 7 cm großen Steine entfernt worden waren. Wahrscheinlicher ist jedoch, daß im 1. Versuch beim Trocknen bei 100° der Boden sich irreversibel verändert hatte (s. auch S. 577). Interessant ist bei diesen Versuchen, daß sich die erste Austrocknungskurve (A) von allen folgenden (B) unterscheidet, was RICHARDS und LAMB auf Strukturänderungen zurückführen.

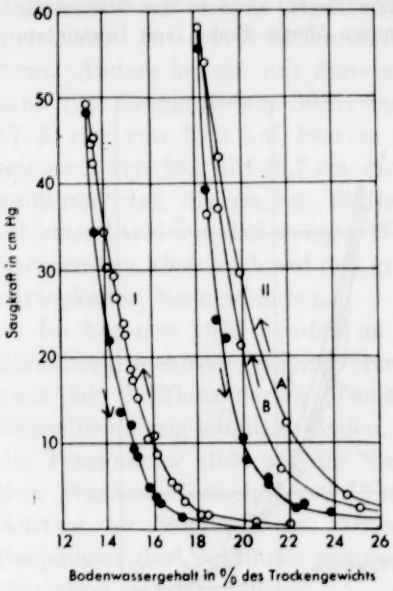


Abb. 6. Von RICHARDS und LAMB an 2 Proben von Lordstownboden ermittelte Kurven der Abhängigkeit der Bodensaugkraft vom Bodenwassergehalt. (Aus RICHARDS und LAMB.) ○ Austrocknungskurve; ● Anfeuchtungskurve; A 1. Austrocknungskurve; B 2. Austrocknungskurve. Weitere Erklärung im Text.

STOECKELER und AAMODT schließlich eichen ihre Tensiometer im Freiland dadurch, daß sie im Umkreis von 30 oder 60 cm von der Zelle entfernt mit Hilfe eines Bodenbohrers Proben entnehmen und den Bodenwassergehalt aus dem Durchschnitt von 3—4 Proben bestimmen. Auf diese Weise eichten STOECKELER und AAMODT jeden ihrer im Freiland aufgestellten Tensiometer, so daß sie sofort aus jedem Manometerwert auch den Wassergehalt des Bodens ablesen konnten.

Für meine Versuche gelangte zunächst eine von den übrigen Autoren noch nicht benützte Methode zur Anwendung. Gut durchmischter,

durch ein 2-mm-Rundlochsieb gegebener, feuchter Boden wurde in eine Konservendose (1 Liter) gebracht, die Zelle mit dem angeschlossenen Manometer darin eingegraben und die Oberfläche mit einem Paraffin-Vaselingemisch (4:1) abgedichtet. Das Manometer wurde auf die geschätzte Saugkraft eingestellt und in wenigen Stunden (bei trockenerem Boden wurde 2—3 Tage gewartet), hatte sich das Gleichgewicht eingestellt. Die Zelle wurde darauf wieder ausgegraben und an 2 Bodenproben der Bodenwassergehalt bestimmt. Daß bei Abschluß des Versuches der Boden in der Dose gleichmäßig durchfeuchtet war und sich nicht um die Tonzelle herum eine feuchtere oder trockenere Schicht befand, wurde durch Probeentnahme aus unmittelbarer Nähe der Zelle und aus einiger Entfernung von ihr bewiesen. Die Wassergehaltswerte unterschieden sich selten um mehr als 0,2%. Darauf wurde der Versuch mit Erde von niedrigerem Bodenwassergehalt neu angesetzt und auf diese Weise eine Reihe von Einzelwerten bestimmt. Der trockenere Boden wurde jeweils durch Mischen von feuchtem Boden mit mehr oder weniger lufttrockenem gewonnen, da auf diese Weise rascher eine gleichmäßige Verteilung der Feuchtigkeit erreicht werden konnte als durch Zugeben einer bestimmten Menge Wassers zu lufttrockenem Boden oder durch Austrocknenlassen des Bodens. Es wurde für jeden Saugkraftwert eine neue Bodenprobe genommen, um Fehlerquellen auszuschalten, die durch etwaige Veränderungen des Bodens infolge des luftdichten Abschlusses während des Versuchs bedingt sein könnten. Wenn man mit 3 oder 4 Tensiometern arbeitet, kann mit Hilfe dieser Methode innerhalb einer Woche eine Eichkurve für einen Boden gewonnen werden.

Da Richards und Gardner festgestellt hatten, daß eine Temperaturerhöhung um 5° eine Erniedrigung der Saugkraft um 1% bewirkt, wurden die Versuche in einem möglichst temperaturkonstanten Raum durchgeführt, und zwar zum Teil in einem Kellerraum, zum Teil in einer Dunkelkammer, in der die Temperaturschwankungen 3° nie überschritten.

2. Prüfung der Methode und Einfluß verschiedener Faktoren auf den Kurvenverlauf.

In den ausländischen Arbeiten finden sich wenig Angaben über eine kritische Prüfung der erhaltenen Saugkraftkurven. Da dies jedoch schon im Hinblick auf die zahlreichen mit anderen Methoden vorgenommenen Saugkraftmessungen wichtig schien, sollte die neu ausgearbeitete Methode eingehend geprüft und auch mit denjenigen der ausländischen Autoren verglichen werden.

In Abb. 11 A (s. S. 591) sind die mit Hilfe der zuletzt beschriebenen Methode gewonnenen Saugkraftkurven für 5 Böden wiedergegeben (ausgezogene Kurven) und zwar Kurve I für einen Flußsand, Kurve II für einen lehmigen Sand, Kurve III für einen Lößlehm, Kurve IV für

einen schwach humosen Sand und Kurve V für eine Lauberde. Die Kurven zeigen das bei derartigen Saugkraftmessungen gewohnte Bild. Der Flußsand weist bis zu 4% keine erheblichen Saugkraftwerte auf, um sie dann ab 4% sehr rasch zu erhöhen. Die Kurven des lehmigen und des humosen Sandes sowie des Lößlehms zeigen schon keinen so ausgeprägten Knick mehr und eine Erhöhung der Saugkraftwerte schon bei etwa 13 bzw. 22%, und bei der stark humosen Lauberde steigt die Saugkraft ab 80% langsam an.

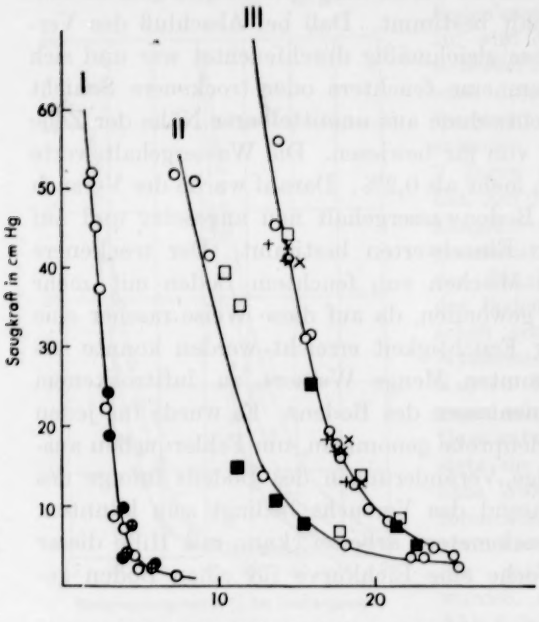


Abb. 7. Kurve I: Mit verschiedenen Tonzellen bei einem Flußsand gemessene Saugkraftwerte. Kurve II und III: Hysterese bei lehmigem und schwach humosem Sand. □ Durch Anlegen einer höheren Saugkraft erhaltene Werte = Austrocknungskurve; ■ durch Anlegen einer niedrigeren Saugkraft erhaltene Werte = Anfeuchtungskurve. Nähere Erklärung im Text.

a) Reproduzierbarkeit der Werte. Da jede Saugkraftkurve mit Hilfe von 3—4 Tensiometern ermittelt wurde, mußte zunächst festgestellt werden, ob die einzelnen Apparate beim gleichen Bodenwassergehalt auch dieselben Saugkraftwerte ergaben oder ob etwa mit einer Zelle immer höhere Werte erhalten wurden als mit einer anderen. Bei einem Flußsand wurden deswegen zunächst einige Parallelbestimmungen durchgeführt, derart, daß alle 3 Tensiometer in Sand mit dem gleichen Bodenwassergehalt eingegraben wurden. Die mit den einzelnen Apparaten erhaltenen Werte sind in Abb. 7 (Kurve I) durch eine verschiedene Signatur gekennzeichnet. Es zeigt sich wohl eine Streuung der Werte, jedoch keinerlei Gesetzmäßigkeit in bezug auf die einzelnen Apparate, so daß künftig unbedenklich mit verschiedenen Zellen gearbeitet werden konnte.

Auf die Streuung der Werte sei an Hand einiger in Tabelle 1 zusammengestellter Werte kurz eingegangen.

Aus der Tabelle geht hervor, daß der Bodenwassergehalt der Parallelversuche bei Versuchsende selten genau der gleiche war. Dies kann entweder dadurch erklärt werden, daß der Sand zu Versuchsbeginn nicht genügend gemischt war, oder dadurch, daß im Laufe des Ver-

Tabelle 1.
Abhängigkeit der Bodensaugkraft vom Wassergehalt in 3 Parallelversuchen.

Zeit	Tensiometer I		Tensiometer II		Tensiometer III	
	Bodenwassergehalt %	Saugkraft cm	Bodenwassergehalt %	Saugkraft cm	Bodenwassergehalt %	Saugkraft cm
24. 1. 41	4,8	2,1	5,6	2,4	4,4	2,9
27. 1. 41	4,5	3,8	4,0	4,1	—	—
29. 1. 41	3,8	7,2	4,3	7,8	3,8	9,9

suchs dem Sand durch die Zelle Wasser entzogen oder zugeführt worden war, da die Saugkraft bei Versuchsbeginn nicht immer bei allen 3 Tensiometern auf genau den gleichen Wert eingestellt wurde. Wichtiger als die verschiedenen Bodenwassergehaltswerte sind jedoch die verschiedenen Saugkraftwerte. So zeigte am 24. 1. Tensiometer I beim Wassergehalt von 4,8% eine Saugkraft von 2,1 cm, während Tensiometer II beim höheren Wassergehalt von 5,6% die höhere Saugkraft von 2,4 cm aufwies, oder am 29. zeigten Tensiometer I und III beim gleichen Bodenwassergehalt von 3,8% Saugkraftwerte von 7,2 und 9,9 cm. Vergleicht man jedoch diese Werte mit den Streuungen, die in den Kurven von Rogers auftraten (wobei in Abb. 5 die einzelnen Kurven verglichen werden müssen), so ist die Streuung in der nach meiner Methode gewonnenen Kurve geringer. Zudem wird man eine größere Genauigkeit bei dieser Methode gar nicht erwarten dürfen.

b) Einfluß von Veränderungen des Bodens auf die Saugkraftkurve. Um die Frage der Reproduzierbarkeit der Werte weiter zu klären, waren für den im Juni 1942 untersuchten schwach humosen Sand (Abb. 11 A, Kurve IV) im Oktober desselben Jahres nochmals einige Stichproben untersucht worden. Die dabei ermittelten Werte sind mit ■■ in Abb. 11 A (s. S. 591) eingetragen. Die Werte unterscheiden sich wohl nicht stark von den in Juni gewonnenen, doch ist es auffallend, daß sie alle links von der Kurve liegen, so daß eine auf Grund der Novemberwerte gezeichnete Saugkraftkurve gegenüber der Junikurve nach links verschoben wäre. Da die Novemberwerte allein wieder eine gute Kurve ergeben, liegt es nahe, anstatt eines Fehlers in der Methodik eine Veränderung des untersuchten Materials für die Änderung der Saugkraftkurve verantwortlich zu machen. Der Sand lagerte in beinahe lufttrockenem Zustand im Keller des Botanischen Instituts, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die Humusstoffe beim Austrocknen irreversible Veränderungen erlitten haben.

Auch bei der untersuchten stark humosen Lauberde trat eine ähnliche Erscheinung auf. Mit dieser Lauberde wurden im Sommer 1942 Vegetationsversuche durchgeführt, bei denen in 2 Stichproben mit Hilfe

von nach Versuchsende eingegrabenen Tensiometern die Bodensaugkraftwerte bestimmt wurden. Die beiden erhaltenen Werte sind in Abb. 11, Kurve V mit □□ eingezeichnet. Eine Saugkraftkurve für diese Lauberde wurde im Sommer noch nicht hergestellt, da es an Zeit mangelte und zudem die Ergebnisse der Vegetationsversuche abgewartet werden sollten. Die Erde, von der ein Teil für die Vegetationsversuche genommen worden war, blieb daher noch bis Oktober im Gewächshaus liegen, wurde erst dann ins Institut gebracht und die Saugkraftkurve hergestellt. Es zeigte sich nun, daß die während der Vegetationsversuche erhaltenen Werte mit der gewonnenen Saugkraftkurve in keinerlei Einklang zu bringen waren. Hier ist eine Veränderung des Bodenmaterials als Ursache der verschiedenen Werte noch glaubhafter als beim Sand. Es handelt sich um eine stark humose Erde, die sich durch mikrobielle Vorgänge weitgehend ändern kann, außerdem ist es gut denkbar, daß das für die Kurve im November verwendete Ausgangsmaterial im Laufe des vierwöchigen Vegetationsversuches unter dem Einfluß der Pflanzenwurzeln stark verändert wurde. Der Einfluß derartiger Veränderungen, wie etwa Änderungen im p_H-Wert und anderes müßte natürlich methodisch geprüft werden. Hier sei nur darauf hingewiesen, um Fehler zu vermeiden, die dadurch entstehen können, daß z. B. bei Gefäßversuchen nicht der zum Versuch verwendete Boden zur Saugkraftbestimmung verwendet wird, sondern der Boden erst nachträglich geeicht wird.

Stoeckeler und Aamodt prüften am Standort die Eichung ihrer Apparate (s. S. 566) über mehrere Jahre und stellten fest, daß im Laufe von 2 Jahren ein kleiner Fehler auftrat, was sie darauf zurückführten, daß der Boden sich infolge der Bewässerung setzte und auf diese Weise das Volumgewicht geändert wurde.

c) Einfluß der Lagerung auf die Saugkraftkurve. Da bei der Herstellung der Saugkraftkurven die natürliche Bodenstruktur zerstört wurde, war es wichtig festzustellen, inwieweit die Saugkraftwerte von der Art des Einfüllens des Bodens in die Dosen abhängig sind, um daraus sich ergebende Fehlerquellen zu vermeiden. Zu diesem Zweck wurde Boden vom gleichen Wassergehalt auf verschiedene Weise in die Dosen eingefüllt, und zwar 1. normal, d. h. in der Weise, in der immer vorgegangen wurde, die Dose wurde beim Einfüllen 2—3mal aufgestampft und der Boden leicht an die Zelle gedrückt, 2. fest, d. h. der Boden wurde beim Einfüllen immer wieder sehr stark eingepreßt. In einem Versuch mit Lauberde zeigte die normal eingefüllte Erde bei einem Wassergehalt von 84,5% eine Saugkraft von 3,7 cm, die fest eingefüllte bei 84,6% eine solche von 3,9 cm. Die Werte eines Versuches mit dem schwach humosen Sand sind in Tabelle 2 wiedergegeben.

Tabelle 2. *Abhängigkeit der Saugkraft von der Lagerung des Bodens.*

Art des Einfüllens	Bodenwassergehalt %	Saugkraft cm	Bodenwassergehalt %	Saugkraft cm
Normal	15,1	24,4	12,4	49,3
Stark gepreßt	15,4	21,4	12,2	52,1

In diesem Falle entsprechen sich die Saugkraftwerte nicht, jedoch ist der des stark eingepreßten Sandes in einem Fall kleiner als der des normal eingefüllten, im anderen größer. Trägt man die Werte auf der Saugkraftkurve (Abb. 11 A, Kurve IV, S. 591) ein, so sieht man, daß die geringen Wassergehaltsunterschiede in diesem Kurvenbereich die Unterschiede in der Saugkraft bedingen können. Eine Abhängigkeit der Saugkraft von der Art der Lagerung des gesiebten Bodens ließ sich also nicht feststellen.

d) Einfluß der Korngröße. Zur Feststellung des Einflusses der Korngröße wurden ebenfalls einige Versuche angestellt.

Abb. 8. Abhängigkeit der Bodensaugkraft vom Bodenwassergehalt bei einem Flußsand verschiedener Korngrößen. ○ Durch 2-mm-Sieb gegebener Sand; • durch 0,5-mm-Sieb gegebener Sand.

Ein Flußsand wurde zum Teil durch ein 2-mm-Rundlochbodensieb gegeben, zum andern durch ein 0,5-mm-Sieb und für beide Proben die Saugkraftkurven ermittelt (Abb. 8). Es zeigte sich, daß beim feineren Sand die Saugkraftkurve etwas früher anstieg, bei gleichem Bodenwassergehalt der feinere Sand also, wie zu erwarten, etwas höhere Saugkraftwerte aufwies.

In einem anderen Versuch wurden für einen schwach humosen Sand (Abb. 11 A, Kurve IV) einige Werte für ungesiebtes Material festgestellt. Zur besseren Anschauung ist die Saugkraftkurve für den durch das 2 mm-Sieb gesiebten Sand in Abb. 7, Kurve III (s. S. 576) nochmals wiedergegeben. Die Werte wurden für das ungesiebte Material mit × eingetragen. Sie liegen durchweg etwas rechts von der Kurve, das gröbere Material weist also hier beim gleichen Bodenwassergehalt die höheren Saugkraftwerte auf. Wurde jedoch nach Versuchsende das ungesiebte Material noch durch das 2 mm-Sieb gegeben und auch von den gesiebten Proben die Wassergehaltswerte ermittelt (Abb. 7 +), so sind diese Werte mit einer Ausnahme (13,4 %, 42,7 cm) gut mit der Kurve in Einklang zu bringen. Es fragt sich, ob größere Partikel als 2 mm überhaupt einen Einfluß auf die Saugkraft haben, ob nicht vielmehr durch die gröberen Steinchen oder Holzstückchen einfach der Bodenwassergehaltswert bezogen auf das Trockengewicht geändert wird. Befindet sich z. B. ein größerer Stein in der Bodenprobe, so muß er natürlich den Bodenwassergehaltswert der Probe herabsetzen. Der Einfluß dieser gröberen Partikel auf die Bodenwassergehaltswerte ist daraus zu

erkennen, daß bei ungesiebter Lauberde 2 Parallelbestimmungen des Bodenwassergehalts immer sehr verschiedene Werte ergaben (67,5/73,3%; 64,5/60,7%). Da die hier festgestellten Unterschiede der Saugkraft von gesiebtem und ungesiebtem Boden zudem nicht groß sind, wird es bei dieser Art der Saugkraftbestimmung, wo der Boden ja nicht in natürlicher Struktur untersucht werden kann, am besten sein, stets durch ein 2 mm-Sieb geschlagenen Boden zu verwenden.

e) Bedeutung der Hysterese. Von den englischen und amerikanischen Autoren war, wie schon früher von Gradmann, festgestellt worden, daß der Bodenwassergehalt, bis zu dem ein Boden durch eine gegebene Saugkraft ausgetrocknet werden kann, höher ist als der, bis zu dem er gegen die gleiche Saugkraft angefeuchtet werden kann, daß also für jeden Bodenwassergehalt zwei charakteristische Saugkräfte bestehen. Solche Kurven sind in Abb. 6 (S. 574) aus der Arbeit von Richards und Lamb abgebildet. Diese Hysterese konnte auch bei meiner Methode der Saugkraftmessung zur Wirkung kommen, da zu Versuchsbeginn an den Boden ja eine bestimmte Saugkraft angelegt wurde. War die angelegte Saugkraft kleiner als die im Boden vorhandene, so nahm der Boden aus der Zelle Wasser auf, befand sich also im Zustand der „Anfeuchtung", während er umgekehrt bei größerer angelegter Saugkraft Wasser abgab, also austrocknete. Je nachdem konnten die ermittelten Werte auf verschiedenen Kurven liegen. Um diese Verhältnisse zu klären, wurde folgender Versuch angestellt, und zwar mit dem humosen Sandboden und dem lehmigen Sand. In 2 Bodenproben von gleichem Wassergehalt wurden Tensiometer eingegraben und im ersten die Saugkraft 0 eingestellt, im zweiten eine Saugkraft von etwa 40 cm. Im ersten Tensiometer stieg das Manometer so lange, bis sich das Gleichgewicht eingestellt hatte, der Boden nahm also Wasser aus dem System auf, im zweiten fiel das Manometer, der Boden gab also Wasser ab. Nach Einstellung des Gleichgewichts war natürlich der Wassergehalt in den Dosen verschieden. Die auf diese Weise erhaltenen Werte sind in Abb. 7, S. 576 dargestellt. Beim lehmigen Sand (Kurve II) zeigten sich deutliche Unterschiede in den Werten. So war z. B. bei einem Bodenwassergehalt von 11,3% der Saugkraftwert bei Wasserentzug (Austrocknungswert) 35,3 cm, während der Saugkraftwert bei Wasseraufnahme (Anfeuchtungswert) beim Bodenwassergehalt 11,1% nur 14,8 cm betrug. Beim schwach humosen Sand sind die Unterschiede geringer, jedoch ist auch in allen 3 Fällen die Saugkraft bei Austrocknung größer als bei Anfeuchtung. Es könnten also den Kurven von Richards und Lamb ähnliche konstruiert werden.

Die Frage, ob eine Hysterese überhaupt besteht, ist in der Bodenkunde umstritten. Vageler lehnt sie völlig ab. Die Frage zu entscheiden, ist nicht unsere Aufgabe; bevor sie entschieden ist, ist es jedoch besser, sie als mögliche Fehlerquelle zu berücksichtigen, zumal ja die Versuche zum Teil beträchtliche Unterschiede ergaben. Da

sämtliche Autoren bisher die Abhängigkeit der Saugkraft vom Wassergehalt für austrocknende Böden bestimmt haben, da außerdem im Freiland die Austrocknungswerte häufiger vorkommen und interessanter sind, wird es also bei der Herstellung der Saugkraftkurve mit der hier besprochenen Methode gut sein, stets von Saugkräften auszugehen, die etwas höher als die im Boden vorhandenen sind.

Besteht die Hysterese tatsächlich, so erhebt sich für die Methode mit den beweglichen Manometern noch eine theoretische Schwierigkeit, auf die kurz eingegangen werden soll. Sie sei am besten an einem Beispiel klar gemacht. Nehmen wir an, in einer Bodenprobe wird zu Versuchsbeginn die Saugkraft 10 cm eingestellt, sie steigt im Verlauf des Versuches auf 12 cm und dabei hat sich das Gleichgewicht eingestellt. Da die Saugkraft gestiegen ist, hat der Boden aus der Zelle Wasser entnommen, der festgestellte Saugkraftwert gehört also auf die Anfeuchtungskurve. Um sicher zu gehen, daß sich das Gleichgewicht tatsächlich schon eingestellt hat, wird die Probe mit Hilfe des beweglichen Manometers gemacht, indem dessen Saugkraft erhöht wird. Nach unvoreingenommener Beurteilung muß ja, wenn das Niveaugefäß des Manometers gesenkt wird, auch die Quecksilbersäule im Manometer fallen, da das Gleichgewicht ja dann gestört ist. Nun kann man jedoch folgende Überlegung machen: Wenn das Niveaugefäß des Manometers gesenkt wird, wird damit an den Boden mit der Saugkraft 12 cm eine höhere Saugkraft angelegt, es muß ihm also Wasser entzogen werden. Da der Boden aber beim gleichen Wassergehalt einem Wasserentzug eine größere Saugkraft entgegensetzt, als mit der er Wasser aufnehmen kann, wird das Manometer nicht fallen. Mit anderen Worten, wir befinden uns jetzt plötzlich auf der Austrocknungskurve und werden einen anderen Saugkraftwert erhalten. In 2 Versuchen mit Lauberde wurden diese Erwägungen geprüft; von einem sollen die Zahlen angegeben werden. Zu Versuchsbeginn wurde eine Saugkraft von 17,7 cm eingestellt, da das Manometer stieg, wurde die Saugkraft auf 19,2 cm erhöht, dabei war das Gleichgewicht eingestellt. Durch Senken des Niveaugefäßes wurde die Saugkraft nun abermals erhöht (auf 24,3 cm), darauf sank das Manometer wieder und bei 21,7 cm war das Gleichgewicht eingestellt. Das Sinken des Manometers spricht gegen die im vorigen angestellten Erwägungen, denn daß sich nicht wieder die genau gleiche Saugkraft einstellte, kann durch Änderungen des Wassergehalts verursacht sein. Jedoch sollte auch auf diese Bedenken hingewiesen werden, im Hinblick auf etwa auftretende Störungen bei der Saugkraftmessung.

3. Vergleich der mit Hilfe verschiedener Tensiometermethoden gewonnenen Saugkraftkurven.

In den ausländischen Arbeiten wurden wohl, wie bereits besprochen, zahlreiche Kurven der Abhängigkeit der Bodensaugkraft vom Wassergehalt hergestellt, jedoch nie die mit einer Methode ermittelte Kurve mit einer anderen Tensiometermethode nachgeprüft, um auf diese Weise die Werte zu sichern. Diese Prüfung sollte deswegen nachgeholt werden.

Es wurde für 2 Böden, und zwar für den in Abb. 7, Kurve III bereits dargestellten schwach humosen Sand und für eine stark humose Lauberde einmal nach dem von mir ausgearbeiteten Verfahren und zum andern nach dem Verfahren von Rogers (s. S. 566) die Bodensaugkraft-

Wassergehaltskurve ermittelt. Der Versuch nach ROGERS wurde jedesmal, wenn der Meßbereich des eingegrabenen Tensiometers überschritten war, abgebrochen. Die Ergebnisse sind in Abb. 9 dargestellt.

Betrachten wir in Abb. 9 zunächst die beiden nach der Methode von ROGERS für den schwach humosen Sand gewonnenen Kurven I und II, so sehen wir, daß sie zwar nicht völlig übereinstimmen, daß sie aber nicht wesentlicher voneinander abweichen, als dies die von ROGERS ermittelten Kurven tun. Anders verhält es sich, wenn wir die ROGERSschen Kurven mit der vergleichen, die nach der in meinen Versuchen zur Anwendung gekommenen Methode erhalten wurde. Diese

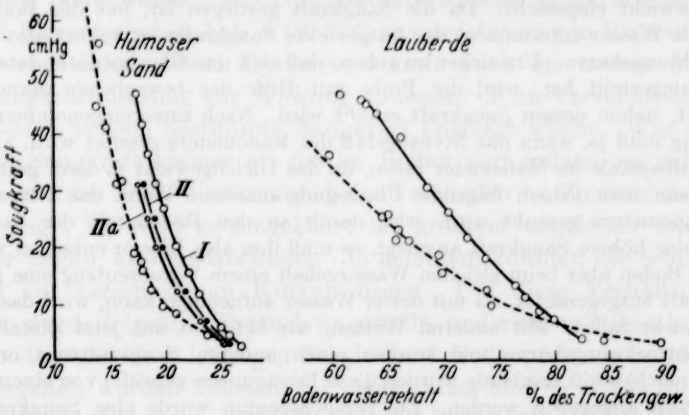


Abb. 9. Mit Hilfe verschiedener Tensiometermethoden bestimmte Saugkraftkurven für einen schwach humosen Sand und eine Lauberde. Ausgezogene Kurven: nach der Methode ROGERS. Gestrichelte Kurve: nach meiner Methode. Nähere Erklärung im Text.

Kurven weichen sehr stark voneinander ab, so daß beim gleichen Bodenwassergehalt erheblich verschiedene Saugkräfte auftreten (Unterschiede von 20 cm Hg und mehr) und vor allem sind sie nicht nur gegeneinander verschoben, sondern unterscheiden sich auch in ihrer Form. Die ROGERSschen Kurven verlaufen vom gleichen Anfangswert an viel steiler.

Da bei den ROGERSschen Kurven der Bodenwassergehalt jedes einzelnen Wertes ja erst nach Versuchsende aus dem dann ermittelten Bodentrockengewicht rückschließend berechnet werden konnte, mußten die daraus sich ergebenden möglichen Fehlerquellen geprüft werden.

Zunächst wurde vermutet, daß der Boden im Versuchsgefäß ungleichmäßig austrockne, derart, daß bei Versuchsende in den oberen Schichten der Boden schon bedeutend trockener sei als in den tieferen. Nachträglich berechnet würde also ein Durchschnittsbodenwassergehalt, der nicht dem Bodenwassergehalt in den Schichten entspricht, in denen die Zelle eingegraben ist, also die Saugkraft gemessen wird. Eine Probenentnahme aus verschiedener Tiefe bei Versuchsende ergab jedoch folgende Werte:

An der Oberfläche	17,4/17,3%
In 1 cm Tiefe	18,3/17,8%
In 3 cm Tiefe	17,7%
In 5 cm Tiefe	18,8%
In 8 cm Tiefe	17,5/18,4%

Es zeigte sich also, daß der Boden mit Ausnahme der Schichten an der Oberfläche einen gleichmäßigen Wassergehalt aufwies, diese Fehlerquelle somit nicht in Frage kam. Daß der Boden bei Versuchsende noch relativ gleichmäßig durchfeuchtet war, kann man auch indirekt daraus schließen, daß er noch nicht den charakteristischen Farbumschlag zeigte, den GRADMANN beim ersten Auftreten eines erschwerten Nachleitvermögens festgestellt hatte und nach dessen Auftreten die oberflächliche Austrocknung beginnt.

Eine zweite Fehlerquelle wäre die, daß der Boden nicht in vertikaler, wohl aber in horizontaler Richtung ungleichmäßig durchfeuchtet sein könnte. Beim Austrocknen des Bodens und dem dadurch bedingten Steigen des Manometers wird ja von der Zelle etwas Wasser an den Boden abgegeben. Wenn nun dieses Wasser nicht sofort weitergeleitet wird, könnten die Bodenschichten in direkter Nähe der Zelle feuchter sein als der übrige Boden. Leider wurden diese Verhältnisse in diesem Versuch nicht nachgeprüft, da bei den vorhergehenden Versuchen in der Nähe der Zelle nie ein anderer Bodenwassergehalt festgestellt worden war. Daß auch diese Möglichkeit nicht für den Unterschied zwischen den beiden Kurven verantwortlich gemacht werden kann, zeigt jedoch folgende Überlegung: Bei ungleicher Verteilung des Wassers im Boden würde die Saugkraft der feuchteren Schichten um die Zelle gemessen, während der Bodenwassergehalt der weit größeren trockeneren äußeren Schichten berechnet würde. Der gemessene Saugkraftwert wäre also für den berechneten Durchschnittsbodenwassergehalt zu niedrig, die Kurve nach ROGERS würde sich somit noch weiter nach rechts verschieben und der Unterschied zwischen den mit den beiden Methoden gemessenen Werten noch größer werden.

Ein anderer Fehler, den ROGERS nicht erwähnt, läßt sich jedoch bei der nachträglichen Berechnung des Bodenwassergehaltes feststellen. Man geht bei dieser Berechnung ja so vor, daß man, um die an einem bestimmten Tag im Boden vorhandene Menge Wassers zu bestimmen, von dem an diesem Tag festgestellten Gesamtgewicht das Bodentrockengewicht, das Gewicht des leeren Gefäßes und dasjenige des Tensiometers abzieht. Nun wird aber bei Versuchsbeginn das Tensiometer mehr wiegen als bei Versuchsende, da ihm ja während des Versuchs Wasser entzogen wurde. Wie sich dies in den Kurven auswirkt, zeigen die Kurven II und IIa der Abb. 9. In Kurve II wurde von jedem Wert das Gewicht des Tensiometers bei Versuchsende, in Kurve IIa das bei Versuchsanfang abgezogen. In Kurve II ist also der Endwert der Kurve richtig, in IIa der Anfangswert. Aus dem Verlauf der beiden Kurven ist jedoch zu ersehen, daß dieser Faktor nicht für die mangelnde Übereinstimmung der mit Hilfe der beiden Methoden erhaltenen Kurven verantwortlich gemacht werden kann. Er wurde bei der Berechnung

der übrigen Kurven dadurch ausgeschaltet, daß zu Versuchsbeginn und Versuchsende jeweils der richtige Wert abgezogen wurde, im mittleren Teil dagegen Mittelwerte.

Auch bei den Versuchen mit Lauberde in Abb. 9 ergab sich kein übereinstimmender Kurvenverlauf.

Für diese Tatsache konnte bis jetzt keine Erklärung gefunden werden und sie verpflichtet dazu, die für einen bestimmten Bodenwassergehalt erhaltenen Saugkraftwerte kritisch zu betrachten, da die Fehlerquellen hier doch ziemlich groß sein können.

IV. Anwendungsmöglichkeiten der Tensiometer.

In zahlreichen ausländischen Untersuchungen, die im folgenden kurz referiert werden sollen, wurden die Tensiometer für eine laufende Beurteilung der Wasserverhältnisse am Standort benützt.

Rogers, Richards und Lamb u. a. beobachteten mit Hilfe der Tensiometer das Eindringen des Wassers in den Boden, sowie die Wasserverluste des Bodens während mehrerer Vegetationsperioden.

Sie gruben in verschiedenartige Böden Tensiometer in verschiedene Tiefen ein. Die Böden unterschieden sich außerdem noch in der Neigung und in der Art der Bepflanzung (unbepflanzte Flächen, Gras-Obstgärten, bewaldete Flächen).

Was zunächst die Wasserverluste anbelangt, so zeigten auf unbepflanzten Flächen nur die obersten Tensiometer eine deutliche Erhöhung der Saugkraft in den trockenen Perioden, während bei den Tensiometern in 75 cm Tiefe kaum Schwankungen auftraten. Das beweist, 1. daß es sich nur um Verdunstungsverluste handelt, 2. daß bei dem betreffenden Boden nur ein langsamer Kapillaranstieg stattfinden kann. In Gras-Obstgärten dagegen zeigten die Tensiometerkurven bis 30 und 90 cm Tiefe Übereinstimmung, hier verlief die Austrocknung in diesen Tiefen nahezu gleich, da dem Boden ja auch Wasser durch die Pflanzenwurzeln entzogen wurde. Auf bewaldeten Flächen stellten Richards und Lamb fest, daß im Gegensatz zu sämtlichen anderen Probeflächen die Werte in 30 und 45 cm Tiefe höher waren als in 7,5 cm Tiefe, was bedeuten würde, daß die Wasseraufnahme durch die Baumwurzeln größer ist als die Wasserabgabe durch Verdunstung. Für all diese langfristigen Feldversuche können nach Richards und Gardner auch selbstregistrierende Tensiometer verwendet werden.

Hinsichtlich des Eindringens des Wassers in den Boden wurde auch mit Hilfe der Tensiometermethode gezeigt, daß auf unbepflanztem Boden der oberflächliche Abfluß größer ist als auf bepflanztem. Bei letzterem dringt nämlich mehr Wasser bis zu den tiefer eingegrabenen Tensiometern vor, deren Kurve also im Gegensatz zu denjenigen im unbepflanzten Boden ein Absinken nach Regenfällen zeigt.

Die Frage des Eindringens des Wassers in den Boden ist natürlich bei künstlich bewässerten Böden von besonderer Bedeutung. So grub Rogers in bewässerten Obstgärten Tensiometer in 30 und 90 cm Tiefe und 45 cm von den Bewässerungsfurchen entfernt ein und stellte fest, wie weit und wie rasch die Bewässerung sich auswirkt. Es zeigte sich dabei, daß das Wasser in feuchten Boden rascher eindringt als in trockenen: Während bei einer Saugkraft von 17 cm Quecksilber eine Bewässerung beide Tensiometer in 24 Std erreichte, zeigte eine nahezu gleich große bei einer Saugkraft von 50 cm Hg innerhalb 48 Std keinen Einfluß auf beide Tensiometer.

Um die Bewegung des Wassers in bewässerten Böden feststellen zu können, benützten RICHARDS und GARDNER folgenden Apparat: Sie schließen auf jeder Seite des U-förmigen Hg-Manometers eine poröse Zelle an. Das Manometer zeigt dann den Unterschied in der Saugkraft, die auf die beiden Zellen einwirkt. Gleichzeitig ist aus seinem Stand zu ersehen, welche Zelle sich in dem Boden mit höherer Saugkraft befindet, und damit die Richtung der Wasserbewegung im Boden, da das Wasser ja vom Boden mit niederer Saugkraft zu dem mit höherer fließt. Die Konstruktion des Apparates ist aus Abb. 10 zu ersehen. Die porösen Zellen *A* und *B* sind in ein Messingrohr eingebaut und werden mit diesem in den Boden gestoßen. *A* ist durch *C* mit dem linken Schenkel des Manometers *D*, *B* direkt mit dessem rechten Schenkel verbunden. Der Hahn *T* dient zum Füllen des Instruments. RICHARDS und GARDNER verfolgten nun mit Hilfe dieses Instruments die Richtung der Wasserbewegung im bewässerten Boden. Sie stellten fest, daß bei Tiefen der porösen Zellen von 15 und 35 cm nach Bewässerung die Strömung abwärts verlief, nach einiger Zeit langsam nachließ, dann kurze Zeit am Tage während der Hauptverdunstung aufwärts verlief. Diese Perioden wurden nun länger und schließlich, einige Tage vor der Bewässerung, ging die Strömung Tag und Nacht aufwärts.

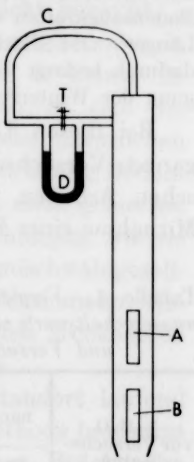


Abb. 10. Differential-Tensiometer nach RICHARDS und GARDNER. (Aus RICHARD und GARDNER.)

Aber auch noch in einer zweiten Beziehung hat die Tensiometermethode für die Bewässerungskulturen Bedeutung erlangt. Bei Bewässerungskulturen ist es ja notwendig, den Zeitpunkt zu kennen, in dem die Pflanzen bewässert werden müssen, um noch einen guten Ertrag zu geben. Dies ist besonders wichtig in Gebieten, in denen nur beschränkte Wassermengen zur Verfügung stehen und deswegen mit der Bewässerung möglichst lange gewartet wird. HECK stellte nun an bewässerten Zuckerrohrkulturen auf Hawaii fest, daß sämtliche Zuckerrohrsorten in den verschiedenen Böden Hawaiis bei einer Bodensaugkraft zwischen 25 und 40 cm Hg ihr Wachstum einschränken oder einstellen, daß also spätestens zu diesem Zeitpunkt bewässert werden muß. Er wandte diese Erkenntnis in der Praxis an, indem er bei seinen Kulturen in 30 cm Tiefe Tensiometer eingrub und dann bei einem Manometerstand zwischen 20 und 30 cm Hg bewässerte.

Zu ähnlichen Werten gelangte auch ROGERS, der feststellte, daß Erdbeerpflanzen in Gefäßversuchen bei 37 cm Hg unter Wassermangel zu leiden begannen und daß Obstbäume bei 29 cm ihr Wachstum verlangsamen. Aus all diesen Untersuchungen geht also erneut hervor, daß die Wasserversorgung der Pflanzen schon bei Saugkräften von unter 1 Atm. erschwert ist, für diese Erschwerung somit hauptsächlich dynamische Faktoren, wie etwa das Nachleitvermögen in Frage kommen (WALTER).

Auch STOECKELER und AAMODT brachten die Tensiometermethode in der Praxis in bewässerten Baumschulen zur Anwendung. Für einen lehmigen Sandboden stellten sie zunächst das Verhalten der jungen Baumpflanzen bei verschiedenen Bodensaugkraftwerten fest und faßten das Ergebnis in einer Tabelle zusammen (Tabelle 3).

Um möglichst frost- und dürreresistente Pflanzen zu bekommen, hielten STOECKELER und AAMODT die Pflanzen nun in den einzelnen Zeitabschnitten unter verschiedenen Bodensaugkräften. Zu Beginn der Vegetationszeit wurde das Stadium 3—4 eingehalten, später ließen sie die Saugkräfte auf über 25 cm

Tabelle 3. *Zusammenhang zwischen Bodensaugkraft und Wachstumsverhältnissen der Pflanzen* (nach STOECKELER und AAMODT).

	Zustand des Bodens	Saugkraft cm	Wachstumsverhältnisse der Pflanzen
1	sehr trocken . . .	35	nahe dem Welkungskoeffizienten
2	trocken	25—35	schlechtes Wachstum der Sproßspitzen
3	frisch.	15—25	
4	feucht	2—15	bestes Sproß- und Wurzelwachstum
5	naß	2	zu feucht

ansteigen, um die Pflanzen abzuhärten. Die Folge dieses Wachsens bei höheren Bodensaugkräften war: Abnahme des Wassergehalts der Pflanzen, Abnahme des Längen- und Flächenwachstums, Beschleunigung der Wurzelentwicklung und dadurch bedingt niedrigeres Sproß:Wurzelverhältnis, allgemein eine Beschleunigung der Winterruhe, eine Erhöhung der Frost- und Dürreresistenz.

Bei diesen Untersuchungen waren die Tensiometer während der ganzen Versuchsdauer im Boden eingegraben. Bei zahlreichen ökologischen Arbeiten wird dies jedoch nicht immer möglich sein. Durch Mitnahme einer Bodenprobe in einem luftdicht verschlossenen Sammelgefäß und nachträgliche Bestimmung der Saugkraft mit Hilfe eines Tensiometers kann man aber mindestens an interessanten Tagen Stichproben gewinnen. Dann muß jedoch im Laboratorium zunächst an einer Vorprobe die ungefähre Saugkraft bestimmt werden, damit an der eigentlichen Probe sofort die richtige Saugkraft eingestellt werden kann und keinerlei Änderung des Wassergehalts eintritt. Daß dies nur eine Vorsichtsmaßnahme ist und durch das Anlegen einer höheren oder niedrigeren Saugkraft der Bodenwassergehalt mindestens für den hier untersuchten schwach humosen Sand nicht wesentlich geändert wird, zeigt Tabelle 4, in der die Bodenwassergehaltswerte bei Versuchsbeginn und Versuchsende zusammengestellt sind.

Tabelle 4. *Vergleich der Bodenwassergehaltswerte zu Versuchsbeginn und Versuchsende.*

% H_2O vor Versuchsbeginn	% H_2O nach Versuchsende	
	in der Nähe der Zelle	von der Zelle entfernt
25,2	24,9	25,2
20,7	21,0	20,7
20,6	19,8	19,6
17,6	17,9	17,8
17,5	17,7	17,7
16,0	16,1	16,0
15,7	15,5	15,8
14,7	14,7	14,7

Auf die Bedeutung der Tensiometer für Gefäßversuche wies HUBER in den Fortschritten der Botanik hin. Sie können einmal dazu verwendet werden, den Bodenwassergehalt bei bestimmter Saugkraft konstant zu halten, zum andern, wenn es sich darum handelt, Bodenwassergehalt oder Bodensaugkraft laufend zu bestimmen, ohne Proben zu entnehmen und wenn das übliche Wiegen der Vegetationsgefäße nicht zum Ziele führt.

Auf letzterem Gebiet wurden meines Wissens die Tensiometer bisher noch wenig verwendet. Davis führte Untersuchungen über die Wasseraufnahme von Maiswurzeln durch, bei denen es ihm darauf ankam, im Vegetationsgefäß die Wasseraufnahme in den verschiedenen Wurzelzonen festzustellen. Bei diesen Versuchen benutzte er zur Ermittlung des Bodenwassergehalts der einzelnen Zonen Tensiometer, da es nur mit ihrer Hilfe möglich war, ihn während einer ganzen Vegetationsperiode laufend abzulesen, ohne das Wurzelwachstum zu stören. Weitere Untersuchungen in dieser Richtung, die eventuell von amerikanischen Forschern durchgeführt wurden, sind mir nicht bekannt.

Alle diese Versuche wurden entweder als Gefäßversuche oder in bewässerten Böden bzw. in Kulturböden durchgeführt, in denen die Pflanzen unter günstigen Wasserverhältnissen standen, so daß die Bodensaugkraftwerte immer unter 1 Atm. lagen. An vielen natürlichen Standorten herrschen jedoch während der Vegetationszeit häufig Bodensaugkräfte über 1 Atm., die mit dem Tensiometer nicht mehr gemessen werden können. Für ökologisch-soziologische Untersuchungen, wie sie z. B. Ellenberg an bodenfeuchten Eichen- und Buchenmischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands durchführte, können Tensiometer also nur in beschränktem Maße verwendet werden. An den trockeneren Standorten wird ihr Meßbereich meistens überschritten.

Niedrigere Bodenwassergehaltswerte können am Standort laufend mit einer von Bouyoucos und Mick ausgearbeiteten Methode bestimmt werden. Sie messen mit Hilfe einer Wheatstoneschen Brücke den elektrischen Widerstand eines in den Boden eingegrabenen Gipsblocks. Der Widerstand des Blocks wird durch seinen Wassergehalt bestimmt. Da der Wassergehalt des Gipsblocks sich mit demjenigen des umgebenden Bodens in ein Gleichgewicht setzt, Schwankungen im Bodenwassergehalt also auch gleichsinnige des Gipsblocks zur Folge haben, ist der elektrische Widerstand des Blocks auch ein Maß für den Bodenwassergehalt. Am Standort können laufend die Widerstandswerte abgelesen werden und im Laboratorium wird für den betreffenden Boden die Kurve der Abhängigkeit des Widerstands des Gipsblocks vom Wassergehalt des Bodens bestimmt. Diese Methode hat den großen Vorteil, daß mit ihr der gesamte Bereich des für die Pflanzen verfügbaren Wassers von der Feldkapazität bis zum Welkungspunkt bestimmt werden kann. Sie erfordert zudem einen weniger großen Aufwand an Apparaten als die Tensiometermethode, so daß mit ihr größere Versuchsserien im Gelände durchgeführt werden können. Überall, wo es sich nur um die laufende Messung von Bodenwassergehaltswerten am Standort handelt, ist sie der Tensiometermethode vorzuziehen.

Die Messung der Bodensaugkraft ist jedoch zur Zeit mit der Methode von Bouyoucos und Mick noch nicht möglich. Um die den Boden-

wassergehaltswerten entsprechenden Saugkraftwerte zu bekommen, muß entweder für den betreffenden Boden die Kurve der Abhängigkeit des Bodenwassergehalts von der Bodensaugkraft mit Hilfe der Tensiometer bestimmt werden, oder es muß eine neue Methode gefunden werden, um den Apparat von Bouyoucos und Mick neben dem Bodenwassergehalt auch noch auf die Bodensaugkraft zu eichen, d. h. es muß eine neue Methode der Bodensaugkraftmessung ausgearbeitet werden. Diese Methode müßte dann aber aufs sorgfältigste geprüft werden, da man ja mit den bis jetzt bekannten Methoden der Bodensaugkraftmessung schon verschiedene Werte erhält.

V. Saugkraft oder Bodenwassergehalt?

Wenn auch für die Messung des Bodenwassergehalts die Methode von Bouyoucos und Mick der Tensiometermethode überlegen ist, so sollte diese doch in die deutsche Forschung eingeführt werden, denn nur sie gestattet die direkte Ablesung der Bodensaugkraft.

Und da erhebt sich nun zum Schluß die Frage, ob nicht die Wasserverhältnisse des Bodens viel besser durch die Saugkraft als durch den Wassergehalt charakterisiert werden.

Können doch 2 Böden wohl auf Grund ihrer Saugkraftwerte, nicht aber auf Grund ihres Wassergehalts verglichen werden. Ein am Standort gewonnener Bodenwassergehaltswert sagt über die Wasserverhältnisse, unter denen die Pflanzen am Standort stehen, gar nichts aus, wenn nicht der Boden genauer charakterisiert wird. In einem Sandboden können die Pflanzen bei 5% noch genügend Wasser zur Verfügung haben, während sie in einem tonigen Boden bei 5% bereits welken. Die entsprechenden Saugkräfte von weniger als 1 Atm. bei Sand und wohl über 20 Atm. beim tonigen Boden würden uns aber schon einen Begriff von diesen Verhältnissen geben. Ebenso können exakterweise Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Pflanzen in verschiedenen Böden nur in Böden durchgeführt werden, die die gleiche Saugkraft besitzen, da nur in ihnen die Pflanzen unter ähnlichen Wasserverhältnissen stehen, nicht aber bei Böden von gleich viel Prozenten der Wasserkapazität, wie dies bis jetzt üblich ist.

Obwohl von botanischer Seite schon zahlreiche Untersuchungen über Bodensaugkraft und Nachleitvermögen vorliegen und deren Bedeutung für den Wasserhaushalt der Pflanzen schon seit langem erkannt ist, wurde doch meist der Zustand des Bodens in bezug auf seine Wasserverhältnisse durch einen bestimmten Wassergehalt charakterisiert. So ermittelte man z. B. den Bodenwassergehalt, bei dem das Welken der Pflanzen auftrat (Briggs und Shantz) oder den Bodenwassergehalt, bei dem die Pflanzen ihre Transpiration stark einschränkten (Gradmann). Ebenso wurde die Größe von Wachstum, Ertrag, Assimilation

und Transpiration der Pflanzen sowohl in Freiland- als in Gefäßversuchen jeweils zum Bodenwassergehalt in Beziehung gesetzt. Die Ursache dafür ist wohl darin zu suchen, daß es möglich war, den Bodenwassergehalt exakt zu bestimmen, während die bisherigen Methoden der Saugkraftbestimmung umständlich waren und außerdem immer wieder Zweifel auftauchten, ob die mit ihrer Hilfe gemessenen Werte nicht viel zu hoch seien.

Vergleichen wir die mit Hilfe der seither am meisten verwendeten Ursprungschen Kapillarmethode gemessenen Saugkraftwerte mit den mittels der Tensiometermethode erhaltenen Werten, so sind erstere häufig um das Zehnfache höher. Wir kommen also zu Unterschieden von mehreren Atmosphären. Wenn auch mit dem Tensiometer die osmotische Komponente der Bodensaugkraft im Gegensatz zur Kapillarmethode nicht erfaßt wird, so dürfte dies bei unseren nicht salzhaltigen Böden doch kaum die Ursache für diese Unterschiede sein. Walter wies schon auf diese Unstimmigkeiten hin und gab der Überzeugung Ausdruck, daß die mit Hilfe der Tensiometer gemessenen Saugkraftwerte die wahrscheinlicheren sind. Ein grundsätzlicher Fehler konnte bis jetzt noch bei keiner der beiden Methoden nachgewiesen werden, so daß wir hinsichtlich der Bodensaugkraftmessungen vor der unangenehmen Tatsache stehen, daß wir je nach der Wahl der Methode Ergebnisse erhalten, die sich um das Vielfache unterscheiden. Bevor wir jedoch beweisen können, welche Methode die richtigen Werte ergibt, haben alle Saugkraftmessungen nur vergleichenden Wert.

Es ist nun von Interesse, daß auch die neuere bodenkundliche Forschung die Saugkraft zur Beurteilung des Wasserhaushalts des Bodens heranzieht, so daß die Frage vielleicht von dieser Seite aus geklärt werden kann. Seit Vageler erkannt hat, daß der wichtigste Faktor sowohl für die Größe der Wasseradsorption als auch für die Wasserführung im Boden die zur Hydratation befähigten austauschbar gebundenen Kationen des Bodens sind, werden von bodenkundlicher Seite 3 Werte zur Beurteilung des Wasserhaushalts herangezogen, die im Grunde das gleiche sind (Alten):

1. Das Kapillaritätspotential nach Buckingham *(CP)*, das ist die Höhe einer Wassersäule in Zentimeter, die dem augenblicklichen Saugdruck[1] eines Bodens entspricht. Es ist bis zu 1 Atm. = 1000 cm H_2O direkt meßbar.

2. Der p_F-Wert des Wassers im Boden nach Schofield, das ist der Logarithmus des Kapillaritätspotentials. Der p_F-Wert ist bis 3 direkt

[1] Der exaktere Ausdruck „Saugdruck" für Saugkraft (in der botanischen Literatur wird auch noch „Saugspannung" benützt) wird hier nur verwendet, weil er in den betreffenden bodenkundlichen Arbeiten allgemein üblich ist.

meßbar, indirekt durch Bestimmung des Dampfdrucks des Bodens, d. h. seiner relativen Feuchtigkeit und der Gefrierpunktserniedrigung.

3. Der osmotische Druck des Wassers im Boden. Er wird von VAGELER und ALTEN aus Hygroskopizität und Wassergehalt berechnet, und zwar ist:

$$p = 50{,}0 \left(\frac{Hy}{W}\right)^3 \text{ Atm.}$$

$$\text{oder} \quad CP = 5 \times 10^4 \left(\frac{Hy}{W}\right)^3 \text{ cm},$$

wobei Hy die Hygroskopizität nach MITSCHERLICH und W der Wassergehalt ist.

An der letzten Formel ist für uns interessant, daß mit ihrer Hilfe die Bodensaugkraft für jeden Wassergehalt berechnet werden kann, wenn nur die Hygroskopizität bekannt ist. Die gedankliche Ableitung dieser Formel würde hier zu weit führen. Sie wird in einer Arbeit von VAGELER und ALTEN gegeben und auch experimentell belegt. Grundlegend ist die Erkenntnis, „daß der Druckabfall des Wassers im Boden als Ergebnis der Hydratation der Schwarmionen, neben welcher normalerweise die der Lösungsionen in den Hintergrund tritt, nach einem Gradienten verläuft, den man bei gemengter Komplexbelegung mit 1- und 2wertigen Kationen ungefähr als einen solchen 3. Potenz annehmen kann, wenn man die MITSCHERLICHsche Hygroskopizität, die der totalen Benetzungswärme ziemlich genau entspricht, als Einheit benutzt".

So wird tatsächlich in der neueren bodenkundlichen Literatur zur Charakterisierung des Wasserhaushaltes des Bodens der sog. Saugdruck verwendet, der aber nicht experimentell festgestellt, sondern aus Hygroskopizität und Wassergehalt berechnet wird. Vom bodenkundlichen Standpunkt sind also die gesamten Saugkraftmessungen überflüssig. Der Botaniker wird jedoch derartig berechneten Worten gegenüber zunächst mißtrauisch sein und sich lieber auf Messungen am Standort verlassen oder zumindest eine häufigere Kontrolle durch solche fordern. Es war daher interessant, einmal für mehrere Böden die Übereinstimmung zwischen den auf Grund der VAGELERschen Formel berechneten und den mit verschiedenen Methoden gemessenen Saugkraftwerten nachzuprüfen, um auf diese Weise unter Umständen entscheiden zu können, welche Methode die richtigen Werte ergibt.

In Abb. 11A ist dies für die fünf mit Hilfe der Tensiometermethode untersuchten Böden geschehen. Auf den ersten Blick ist die Übereinstimmung der Kurven eine gute, wenn man von der Lauberde absieht, bei der, wie VAGELER betont, noch gewisse Korrektionen angebracht werden müssen, da sie viel Humussubstanzen enthält. Betrachten wir jedoch die Kurven näher, so sehen wir, daß die berechnete und die

gemessene Kurve sich meist schneiden. In diesem Bereich muß die Übereinstimmung natürlich eine gute sein. In einiger Entfernung vom

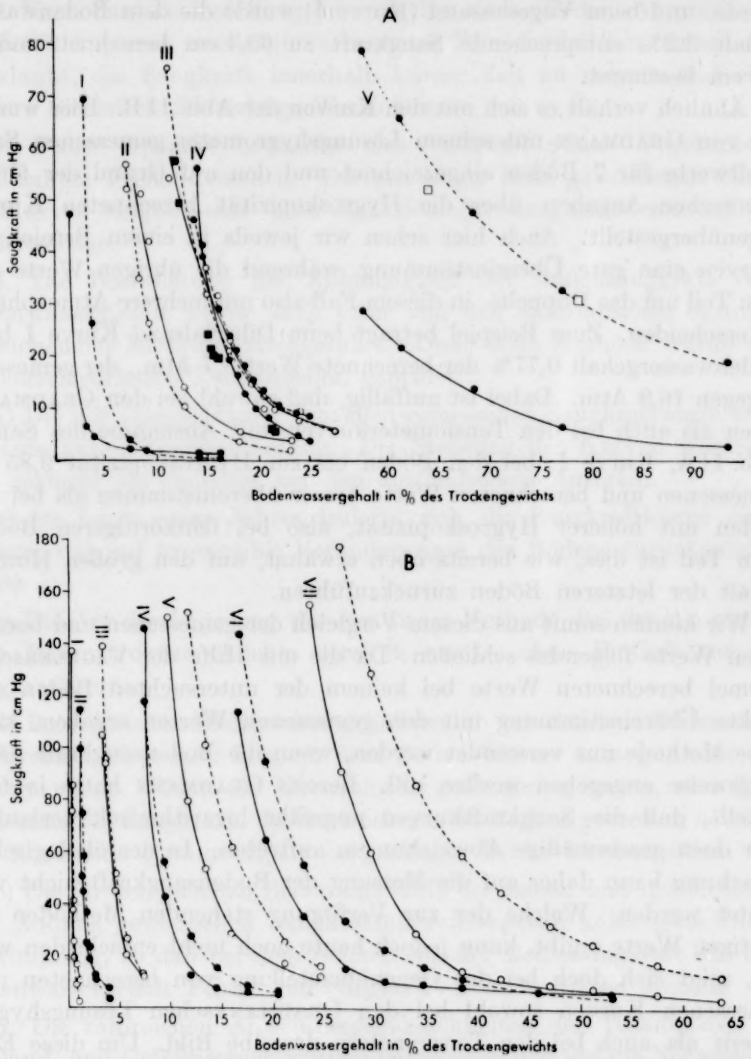


Abb. 11A u. B. Vergleich bestimmter und berechneter Saugkraftkurven. Gestrichelte Kurven: nach VAGELER berechnet. Ausgezogene Kurven: A mit der Tensiometermethode bestimmt, B umgerechnet nach den von GRADMANN mit Lösungshygrometern bestimmten Werten. Hygroskopizitätswerte der Böden: A I Vogesensand 0,75; II lehmiger Sand 1,79; III Lößlehm 3,08; IV schwach humoser Sand 3,2; V Lauberde 16,0. B I Diluvialsand 0,43; II humoser Sand 1,61; III Ackerboden 4,64; IV Lehm 9,85; V Torfboden 16,92; VI Moorboden 23,73; VII japanischer Tonboden 40,45.

Schnittpunkt der Kurven unterscheiden sich die Werte jedoch häufig um das Doppelte, beim Sand der Kurve I sogar um das Fünffache. So beträgt z. B. beim schwach humosen Sand (Kurve IV) beim Boden-

wassergehalt 25% die nach der Vagelerschen Formel berechnete Saugkraft 8,4 cm Hg, während sie mit dem Tensiometer zu 3,8 cm bestimmt wurde, und beim Vogesensand (Kurve I) wurde die dem Bodenwassergehalt 3,2% entsprechende Saugkraft zu 69,4 cm berechnet und zu 6,9 cm bestimmt.

Ähnlich verhält es sich mit den Kurven der Abb. 11 B. Hier wurden die von Gradmann mit seinem Lösungshygrometer gemessenen Saugkraftwerte für 7 Böden eingezeichnet und den auf Grund der Gradmannschen Angaben über die Hygroskopizität berechneten Kurven gegenübergestellt. Auch hier sehen wir jeweils in einem Bereich der Kurven eine gute Übereinstimmung, während die übrigen Werte sich zum Teil um das Doppelte, in diesem Fall also um mehrere Atmosphären unterscheiden. Zum Beispiel beträgt beim Diluvialsand Kurve I beim Bodenwassergehalt 0,77% der berechnete Wert 8,7 Atm., der gemessene dagegen 16,9 Atm. Dabei ist auffällig, daß sowohl bei den Gradmannschen als auch bei den Tensiometerkurven, mit Ausnahme des Sandes Abb. 11 A, Kurve I, bei den Böden bis zur Hygroskopizität 9,85 die gemessenen und berechneten Werte besser übereinstimmen als bei den Böden mit höherer Hygroskopizität, also bei feinkörnigeren Böden. Zum Teil ist dies, wie bereits oben erwähnt, auf den großen Humusgehalt der letzteren Böden zurückzuführen.

Wir können somit aus diesem Vergleich der gemessenen und berechneten Werte folgendes schließen: Da die mit Hilfe der Vagelerschen Formel berechneten Werte bei keinem der untersuchten Böden eine exakte Übereinstimmung mit den gemessenen Werten ergaben, kann diese Methode nur verwendet werden, wenn die Bodensaugkraft näherungsweise angegeben werden soll. Bereits Gradmann hatte ja festgestellt, daß die Saugkraftkurven ungefähr logarithmisch verlaufen, aber doch gesetzmäßige Abweichungen auftreten. In der ökologischen Forschung kann daher auf die Messung der Bodensaugkraft nicht verzichtet werden. Welche der zur Verfügung stehenden Methoden die richtigen Werte ergibt, kann jedoch heute noch nicht entschieden werden, zeigt sich doch bei der Gegenüberstellung von berechneten und gemessenen Kurven sowohl bei den Gradmannschen Lösungshygrometern als auch bei den Tensiometern dasselbe Bild. Um diese Entscheidung treffen zu können, werden jedoch noch langwierige Untersuchungen notwendig sein, und es besteht keine Veranlassung, die Tensiometermethode deswegen nicht heute schon in die deutsche ökologische Forschung einzuführen.

Zusammenfassung.

1. Das von englischen und amerikanischen Forschern in den letzten Jahren zur Messung niederer Bodensaugkräfte bis zu 1 Atm. benützte

Tensiometer wurde auf seine Brauchbarkeit für die ökologische Forschung geprüft.

2. Nach Zusammenstellung der von den ausländischen Autoren verwendeten Apparate wurde ein verbessertes Tensiometer konstruiert, das es erlaubt, die Saugkraft innerhalb kurzer Zeit zu messen und eine größere Sicherheit für richtige Werte bietet.

3. Dieser Apparat bewährte sich während zweier Vegetationsperioden im Freilandversuch. Die mit seiner Hilfe gewonnenen Saugkraftkurven zeigten eine gute Reaktion der Saugkraftwerte auf die Niederschläge.

4. Die Bestimmung der Abhängigkeit der Bodensaugkraft vom Bodenwassergehalt wurde nach einer von den ausländischen Autoren abweichenden Methode durchgeführt. Diese neue Methode wurde auf die verschiedensten Fehlerquellen geprüft:

a) Die mit verschiedenen Tonzellen gemessenen Saugkraftwerte zeigten eine gute Übereinstimmung. Die Streuung der Kurven war zum Teil geringer als diejenige bei den ausländischen Autoren.

b) Im Laufe eines Jahres änderte sich die Saugkraftkurve eines Bodens, was auf irreversible Veränderungen des Bodens zurückgeführt wurde.

c) Die Art der Lagerung war bei dieser Methode, bei der die natürliche Bodenstruktur ohnehin zerstört wurde, ohne Einfluß auf die Saugkraftwerte.

d) Beim gleichen Bodenwassergehalt traten verschiedene Bodensaugkraftwerte auf, je nachdem, ob dem Boden Wasser entzogen oder zugeführt wurde. Wenn die Unterschiede auch gering waren, so sollten doch stets die Saugkräfte des austrocknenden Bodens gemessen werden, um durch eine etwaige Hysterese bedingte Fehler zu vermeiden.

e) Die für den gleichen Boden mit Hilfe der neuen und der Methode von Rogers gewonnenen Saugkraftkurven ergaben keine gute Übereinstimmung, so daß bei dem Schluß von der Bodensaugkraft auf den Bodenwassergehalt Fehler von einigen Prozent auftreten können.

5. Die zahlreichen Anwendungsmöglichkeiten der Tensiometer im Freiland- und Gefäßversuch wurden besprochen und auf die Notwendigkeit hingewiesen, die Tensiometer auch in die deutsche ökologische Forschung einzuführen.

6. Zum Schluß wurde versucht, die Unstimmigkeiten zwischen den mit Hilfe der Ursprungschen Kapillarmethode bzw. der Gradmannschen Lösungshygrometermethode und der Tensiometermethode gemessenen Saugkraftwerten durch Vergleich mit der Berechnung der Bodensaugkräfte nach Vageler zu klären, was jedoch nicht gelang.

Literatur.

Alten, F.: Zur Beurteilung des pflanzenaufnehmbaren Wassers aus dem Boden mit Hilfe des p_F-Wertes. Transactions of the First Commission of the International Society of Soil Science, Bd. A, S. 46. 1938. — Bordas, J., u. G. Mathieu: Recherches sur la force de succion des sols et l'irrigation souterraine. Ann. Agron. **47**, 192 (1930). — Bouyoucos, G. B., and A. H. Mick: An electrical resistance method for the continuous measurement of soil moisture under field conditions. Michigan Techn. Bull. **172** (1940). — Briggs, L. J., u. H. L. Shantz: Die relativen Welkungskoeffizienten verschiedener Pflanzen. Flora (Jena) **105**, 224 (1913). — Davis, Ch. H.: Absorption of soil moisture by maize roots. Bot. Gaz. **101**, 791 (1940). — Ellenberg, H.: Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen **1939**, H. 5. — Gradmann, H.: Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. I. Jb. Bot. **69**, 1 (1928). — Untersuchungen über die Abhängigkeit der Transpiration und des Welkens von den Wasserverhältnissen des Bodens. Jb. Bot. **76**, 558 (1932). — Hafekost, G.: Die Bestimmung der Bodensaugkraft. Wien. landwirtschaftl. Ztg **86**, 307 (1936). — Haines, W. B.: Studies in the physical properties of soils. V. The hysteresis effect in capillary properties and the modes of moisture distribution associated therewith. J. agricult. Sci. **20**, 97 (1930). — Heath, O.: A method of water control for sand cultures. Ann. Bot. **43**, 71 (1929). — Heck, A. F.: A soil hygrometer for irrigated cane lands of Hawaii. J. amer. Soc. Agron. **26**, 274 (1934). — Huber, B.: Wasserumsatz und Stoffbewegung. Fschr. Bot. **10**, 176 (1941). — Kornev, V. G.: The suction force of soils. Auszug in Soil Science **17**, 428 (1924). — Richards, L. A.: The usefulness of capillary potential to soil moisture and plant investigators. J. agricult. Res. **37**, 719 (1928). — Richards, L. A., and H. L. Blood: Some improvements in auto-irrigator apparatus. J. agricult. Res. **49**, 115 (1934). — Richards, L. A., and W. Gardner: Tensiometers for measuring the capillary tension of soil water. J. amer. Soc. Agron. **28**, 352 (1936). — Richards, S. J., and J. Lamb: Fieldmeasurements of capillary tension. J. amer. Soc. Agron. **29**, 772 (1937). — Rogers, W. S.: A soil moisture meter. J. agricult. Sci. **25**, 326 (1935). — Schofield, R. K.: The p_F of water in soil. Trans. III. int. Kongr. Soil Sci. **2**, 37 (1935). — Stoeckeler, J. H., and E. Aamodt: Use of Tensiometers in regulating watering in forest nurseries. Plant Physiology **15**, 589 (1940). — Ursprung, A., u. G. Blum: Zwei neue Saugkraft-Meßmethoden. Jb. Bot. **72**, 254 (1930). — Vageler, P.: Der Kationen- und Wasserhaushalt der Mineralböden. 1932. — Vageler, P., u. F. Alten: Böden des Nil und Gash. Z. Pflanzenern. A **21**—**24** (1931). — Wallihan, E. F.: Use of Tensiometers for soil moisture measurement in ecological research. Ecology **20**, 403 (1939). — Walter, H.: Ökologische Pflanzengeographie. Fschr. Bot. **9**, 269 (1940).

Dr. Else Fleischhauer, Stuttgart-N, Seestr. 78.

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. **Die Abbildungsvorlagen sind getrennt vom Text und die Unterschriften auf besonderem Blatt einzuliefern.** Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und sprachlich gut geschrieben sein. Überflüssige Fremdworte sind zu vermeiden. Verfassernamen sind mit großen Buchstaben zu schreiben oder gerade zu unterstreichen, lateinische Pflanzen- und Tiernamen sind gewellt zu unterstreichen. *Literaturhinweise* sind nicht durch Anmerkungen unter dem Text, sondern in diesem mit dem Namen des Verfassers, der Nummer der Arbeit im Literaturverzeichnis oder der Jahreszahl des Erscheinens und der Seitenzahl anzuführen (also z. B. MUELLER 1931, S. 608). Am Schluß der Arbeit sind die angeführten Veröffentlichungen in einem Literaturverzeichnis alphabetisch nach Verfassernamen geordnet, zusammenzustellen, wobei Zeitschriftenaufsätze mit Titel, Angabe von Band, Jahreszahl und Seite, Bücher mit Titel, Verlagsort und Jahreszahl anzuführen sind. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Ergebnisse gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden[1].

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle *und* Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.

9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Verfasser in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

10. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

---

[1] Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Anorganische und allgemeine Chemie in Einzeldarstellungen

Herausgegeben von G. Jander und W. Klemm

Band 1

Die Chemie in wasserähnlichen Lösungsmitteln

Die Grundlagen des chemischen und physikalisch-chemischen Verhaltens der Stoffe in einigen nichtwäßrigen, aber wasserähnlichen Solventien

Von Dr. **Gerhart Jander**

o. Professor für Chemie an der Universität zu Greifswald

Mit 78 Abbildungen. X, 367 Seiten. 1949. DMark 36.—

Inhaltsübersicht:

I. Einführung und Allgemeines über das Wasser als Lösungsmittel. — **II. Die Chemie in wasserfreiem Fluorwasserstoff** — Allgemeines über die Flußsäure als Lösungsmittel — Das Anlagerungsvermögen der Flußsäure — Allgemeine Übersicht über die Löslichkeit anorganischer Verbindungen in wasserfreiem Fluorwasserstoff — Besonderheiten der Lösungen und des Verhaltens anorganischer Stoffe in wasserfreiem Fluorwasserstoff als Solvens — Allgemeine Gesichtspunkte über die Löslichkeiten und das Verhalten organischer Verbindungen in wasserfreier Flußsäure — Umsetzungen organischer Verbindungen in wasserfreiem flüssigem Fluorwasserstoff. — **III. Die Chemie in wasserfreiem, verflüssigtem Ammoniak** — Allgemeines über verflüssigtes Ammoniak als Lösungsmittel — Über das Vermögen des Ammoniaks, mit anderen, bereits abgesättigt erscheinenden Verbindungen Ammoniakate (Solvate) zu bilden — Über die Löslichkeit von anorganischen und organischen Substanzen in wasserfreiem, verflüssigtem Ammoniak und die Beschaffenheit dieser Lösungen — Neutralisationenanaloge Reaktionen in flüssigem Ammoniak und das Ammonosystem der Verbindungen — Verdrängungsreaktionen, die Erscheinung der Amphoterie und Fällungsreaktionen in wasserfreiem Ammoniak — Solvolytische bzw. ammonolytische Reaktionen — Salzartige Verbindungen und intermetallische Phasen der Alkalimetalle in flüssigem Ammoniak — Einige weitere Umsetzungen in flüssigem Ammoniak als Solvens. — **IV. Die Chemie in wasserfreiem, verflüssigtem Schwefelwasserstoff** — Allgemeines über flüssigen Schwefelwasserstoff als Lösungsmittel — Das Anlagerungsvermögen des Schwefelwasserstoffs. Die Thiohydrate — Löslichkeitsverhältnisse und Molekulargewichtsbestimmungen in flüssigem Schwefelwasserstoff — Leitfähigkeitsmessungen in flüssigem Schwefelwasserstoff — Neutralisationenanaloge Reaktionen in flüssigem Schwefelwasserstoff als Lösungsmittel — Farbumschläge von Indicatoren in flüssigem Schwefelwasserstoff — Über die Spannungsreihe der Metalle in flüssigem Schwefelwasserstoff — Solvolysereaktionen in flüssigem Schwefelwasserstoff — Die Erscheinung der Amphoterie — Weitere Umsetzungen vornehmlich organischer Stoffe in flüssigem Schwefelwasserstoff. — **V. Die Chemie in wasserfreier Blausäure** — Allgemeines über die wasserfreie Blausäure als Solvens, ihre Darstellung, Reinigung und ihre Eigenleitfähigkeit — Löslichkeitsverhältnisse und Leitvermögen sowie Molekulargewichte gelöster Substanzen in wasserfreier Blausäure — Neutralisationenanaloge Reaktionen in wasserfreier Blausäure — Das Verhalten von Indicatoren in flüssigem, wasserfreiem Cyanwasserstoff — Solvolysereaktionen in wasserfreier Blausäure — Die Erscheinung der Amphoterie in verflüssigtem Cyanwasserstoff — Solvate mit Cyanwasserstoff — Das Verhalten einiger Sauerstoffverbindungen des sechs- und vierwertigen Schwefels in Blausäure. — **VI. Die Chemie in wasserfreier Salpetersäure** — Allgemeines über Salpetersäure als Lösungsmittel — Solvate mit Salpetersäure — Die Löslichkeitsverhältnisse in wasserfreier Salpetersäure — Über das Leitvermögen der in wasserfreier Salpetersäure gelösten Substanzen — Neutralisationenanaloge Umsetzungen in wasserfreier Salpetersäure — Solvolyseerscheinungen in wasserfreier Salpetersäure — Erscheinungen der Amphoterie in wasserfreier Salpetersäure. — **VII. Die Chemie in flüssigem Jod** — Allgemeines über geschmolzenes Jod als Lösungsmittel — Löslichkeitsverhältnisse, Molekulargewichtsbestimmungen und Leitfähigkeitsmessungen in flüssigem Jod — Neutralisationenanaloge Umsetzungen in flüssigem Jod — Solvolyseerscheinungen in flüssigem Jod — Die Erscheinungen der Amphoterie in flüssigem Jod — Solvate. — **VIII. Die Chemie in verflüssigtem Schwefeldioxyd** — Allgemeines über flüssiges Schwefeldioxyd als Lösungsmittel — Schwefeldioxydsolvate — Löslichkeitsverhältnisse in verflüssigtem Schwefeldioxyd bei anorganischen und organischen Substanzen — Über das elektrische Leitvermögen und die Dissoziation der in flüssigem Schwefeldioxyd gelösten Stoffe — Über Molekulargewichte und Assoziationen der in flüssigem Schwefeldioxyd gelösten Stoffe — Neutralisationenanaloge Umsetzungen in verflüssigtem Schwefeldioxyd — Solvolysereaktionen in flüssigem Schwefeldioxyd — Das amphotere Verhalten von Sulfiten bzw. Oxyden in verflüssigtem Schwefeldioxyd — Über das Verhalten von Aminen flüssigem Schwefeldioxyd gegenüber und den Charakter ihrer Auflösungen in diesem Solvens — Das Verhalten des Wassers (und Äthers) in flüssigem Schwefeldioxyd — Oxydations- und Reduktionsreaktionen in flüssigem Schwefeldioxyd — Weiteres über das Verhalten von anorganischen und organischen Substanzen flüssigem Schwefeldioxyd gegenüber. — **IX. Die Chemie in essigsäurefreiem Essigsäureanhydrid** — Allgemeines über Essigsäureanhydrid als Lösungsmittel — Solvate mit Essigsäureanhydrid — Löslichkeitsverhältnisse in Essigsäureanhydrid — Das elektrische Leitvermögen der Lösungen einiger Acetylverbindungen und Acetate; die Gültigkeit des FARADAYschen Gesetzes bei Elektrolysen in Essigsäureanhydrid — Neutralisationenanaloge Umsetzungen in Acetanhydrid — Solvolyse Erscheinungen in Essigsäureanhydrid — Verdrängungsreaktionen in Acetanhydrid. — **X. Die Bedeutung der Untersuchungen über die Chemie in nichtwäßrigen, aber „wasserähnlichen" Lösungsmitteln für die theoretische und allgemeine Chemie sowie für die präparative chemische Praxis** — Die Bedeutung für die Theorien über das Wesen von Säuren und Basen und des Neutralisationsvorganges — Die Chemie der Komplexverbindungen (Peranamphotere Komplexsalze) — Neue Möglichkeiten für präparative Chemie. — Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.